10, no. 2 Denmark. Dan. Fisk. Havundersøg. Meddel. Serie: Fisk.
LIBRARY
FISH & WILDLIFE SERVICE
PACIFIC OCEANIC FISHERY
INVESTIGATIONS

MEDDELELSER

FRA

KOMMISSIONEN FOR DANMARKS FISKERI- OG HAVUNDERSØGELSER

SERIE: FISKERI · BIND X

NR. 2. H. M. THAMDRUP: BEITRÄGE ZUR ÖKOLOGIE DER WATTENFAUNA AUF EXPERIMENTELLER GRUNDLAGE

KØBENHAVN
C. A. REITZELS FORLAG
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1935

MEDDELELSER FRA KOMMISSIONEN FOR HAVUNDERSØGELSER

Serie: Fiskeri.

Bind I.

Nr. 1 C. G. Joh. Petersen: On the larval and postlarval stages of the long Rough Dab and the Genus Pleuronectes. 2 Plates. 1904. 13 p. Kr. 1.00.

» 2 A. C. Johansen: Contributions to the biology of the Plaice with special regard to the Danish Plaice-Fishery. I. 12 Plates. 1905. 70 p. Kr. 5.25.

» 3 Johs. Schmidt: On pelagic post-larval Halibut. (Hippoglossus vulgaris Flem. and H. hippoglossoïdes Walb.) 1 Plate. 1904. 13. p. Kr. 0.75.

» 4 Johs. Schmidt: De atlantiske Torskearter (Gadus-Slægtens) pelagiske Yngel i de postlarvale Stadier. Med 3 Tavler og 16 Figurer. 1905. 74 S. Kr. 3.00.

» 4 Johs. Schmidt: The pelagic post-larval stages of the Atlantic Species of Gadus. A Monograph with 3 Plates and 16 Figures in the Text. 1905. 77 p. Kr. 3.00.

» 5 C. G. Joh. Petersen: Larval Eels (Leptocephalus brevirostris) of the Atlantic coasts of Europe. 1905. 5 p.

» 6 A. C. Johansen: Remarks on the life history of the young post-larval Eel (Anguilla vulgaris Turt.) 1904. 9 p. Kr. 0.50.

» 7 Adolf Sev. Jensen: On fish-otoliths in the bottom-deposits of the Sea. I. Otoliths of the Gadus-Species deposited in the Polar Deep. 4 Fig. 1905. 14 p. Kr. 0.50.

» 8 Johs. Schmidt: On the larval and post-larval stages of the Torsk (Brosmius brosme [Ascan.]) 1 Plate. 1905. 12 p. Kr. 0.75.

Bind II.

» 1 C. G. Joh. Petersen: On the larval and post-larval stages of some Pleuronectidæ (Pleuronectes, Zeugopterus.) 1 Pl. 1906. 10 p. Kr. 0.50.

» 2 Johs. Schmidt: The pelagic post-larval stages of the Atlantic species of Gadus. A monograph. Part II. 1 Pl. 1906. 20 p. Kr. 1.00.

» 3 Johs. Schmidt: On the pelagic post-larval stages of the Lings (Molva molva [Linné] and Molva byrkelange [Walbaum]). With 1 Pl. and 3 Figures. 1906. 16 p. Kr. 0.75.

» 4 Johs. Schmidt: On the larval and post-larval development of the Argentines (Argentina silus [Ascan.] and Argentina sphyræna [Linné]) with some Notes on Mallotus villosus [O. F. Müller]. 2 Pl. 1906. 20 p. Kr. 1.50.

» 5 A. C. Johansen: Contributions to the biology of the Plaice with special regard to the Danish Plaice-Fishery. II. The marking and transplantation experiments with Plaice in the years 1903—06. 9 Pl. and 10 Figures. 1907. 122 p. Kr. 5.25.

» 6 Johs. Schmidt: Marking experiments on Plaice and Cod in Icelandic waters. 2 Charts. 23 p.

» 7 Johs. Schmidt: On the post-larval development of the Hake (Merluccius vulgaris Flem.) 1 Pl. 4 Figures. 1907. 10 p. Kr. 1.75.

» 8 Johs. Schmidt: On the post-larval development of some North Atlantic Gadoids (Raniceps raninus [Linné] and Molva elongata [Risso]). 1 Pl. and 1 Fig. 1907. 14 p. Kr. 0.75.

» 9 Johs. Schmidt: On the post-larval stages of the John Dory (Zeus Faber L.) and some other Acanthopterygian Fishes. 1 Plate. 1908. 12 p. Kr. 0.75.

Bind III.

» 1 C. G. Joh. Petersen: On the larval and post-larval stages of some Pleuronectidæ (Zeugopterus, Arnoglossus, Solea.) 2 Plates. 1909. 18 p. Kr. 1.25.

» 2 J. P. Jacobsen and A. C. Johansen: Remarks on the changes in specific gravity of pelagic fish eggs and the transportation of same in Danish waters. 2 Figures. 1908. 24 p. Kr. 0.75.

» 3 Johs. Schmidt: Remarks on the metamorphosis and distribution of the larvae of the Eel (Anguilla vulgaris Turt.). 1 Pl. and 1 Chart. 1909. 17 p. Kr. 1.00.

Nr. 4 A. C. Johansen: Contributions to the biology of the Plaice with special regard to the Danish Plaice-Fishery. III. On the variation in frequency of young Plaice in Danish waters in 1902—07. 12 Figures. 1908. 48 p. Kr. 1.50.

» 5 A. C. Johansen: Do. do. do. IV. Is the Plaice indigenous to the true Baltic? 2 Fig. 1908. 23 p. Kr. 0.75.

» 6 Johs. Schmidt: On the occurrence of Leptocephali (Larval Muraenoids) in the Atlantic W. of Europe. 2 Pl. & 1 Chart. 1909. 19 p. Kr. 1.50.

» 7 Johs. Schmidt: On the distribution of the fresh-water Eels (Anguilla) throughout the world. I. Atlantic Ocean and adjacent regions. A bio-geographical investigations. 1 Chart. 1909. 45 p. Kr. 1.75.

» 8 A. C. Johansen: Bericht über die dänischen Untersuchungen über die Schollenfisherei und den Schollenbestand in der östlichen Nordsee, dem Skagerak und dem nördlichen Kattegat. Mit 10 Figuren im Text. 1910. 142 S. Kr. 4.50.

Bind IV.

» 1 A. C. Johansen: Contributions to the biology of the Plaice with special regard to the Danish Plaice-Fishery. V. The supposed migrations of plaice from the Kattegat and Belt Sea to the true Baltic. 5 Figures. 1912. 34 p. Kr. 1.25.

» 2 Johs. Schmidt: On the identification of Muraenoid larvae in their early (»Preleptocephaline«) stages. 1 Plate. 1913. 14 p. Kr. 0.75.

» 3 A. C. Strubberg: The metamorphosis of elvers as influenced by outward conditions Some experiments. 1913. 11 p. Kr. 0. 50.

» 4 A. C. Johansen: Contributions to the biology of the Plaice with special regard to the Danish Plaice-Fishery. VI. On the immigration of plaice to the coastal grounds and fiords on the west coast of Jutland. 1913. 26 p. Kr. 1.00.

» 5 P. L. Kramp: Report on the fish eggs and larvæ collected by the Danish research steamer »Thor« in the Langelandsbelt in 1909. With 6 Figures in the text. 1913. 39 p. Kr. 1.25.

» 6 Bjarni Sæmundsson: Continued marking experiments on plaice and cod in Icelandic waters. 7 Fig. 1913. 35 p. Kr. 1.25.

» 7 Johs. Schmidt: On the classification of the freshwater Eels (Anguilla). 1915. 19 p. Kr. 0.75.

» 8 Ö. Winge: On the value of the rings in the scales of the Cod as a means of age determination. Illustrated by marking experiments. 1916. 21 p. Kr. 0.75.

» 9 A. C. Johansen: Contributions to the biology of the Plaice with speciel regard to the Danish Plaice-Fishery. VII. Marking experiments with plaice in the North Sea off the west coast of Jutland during the years 1906—1912. With supplementary observations on the previous Danish experiments. 27 Fig. 1915. 60 p. Kr. 2.00.

Bind V.

» 1 Johs. Schmidt: Marking experiments with Turtles in the Danish West Indies. With 5 Tables and 11 Fig. 1916. 26 p. Kr. 1.00.

» 2 A. C. Strubberg: Marking Experiments with cod at the Færoes. 24 Fig. 1916. 126 p. Kr. 4.00.

» 3 A. C. Johansen: Marking Experiments with Sole (Solea vulgaris Quensel) and Turbot (Rhombus maximus L.) in the Kattegat and Baltic Waters: 4 Fig. 1916. 18 p. Kr. 0.50.

» 4 Johs. Schmidt: On the early larval stages of the Fresh-Water Eels (Anguilla) and some other North Atlantic Murænoids. 4 Plates and 14 Fig. 1916. 20 p. Kr. 175.

» 5 P. Jespersen: Contributions to the Life-History of the North Atlantic Halibut (Hippoglossus vulgaris Flem.) 1 Plate and 16 Fig. 1917. 32 p. Kr. 1.50.

MEDDELELSER FRA KOMMISSIONEN
FOR DANMARKS FISKERI- OG HAVUNDERSØGELSER

SERIE: FISKERI · BIND X · NR. 2 · 1935

BEITRÄGE ZUR ÖKOLOGIE DER WATTENFAUNA

AUF EXPERIMENTELLER GRUNDLAGE

VON

H. M. THAMDRUP
AUS DEM SKALLING-LABORATORIUM

KOPENHAGEN
C. A. REITZELS FORLAG
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI A/S
1935

INHALTSVERZEICHNIS

Seite

Einleitung ... 3
Vorwort ... 3
Topographie ... 5
Allgemeine Technik ... 10

Physikalisch-chemische Faktoren ... 14
Die Korngrössenverhältnisse des Wattenbodens ... 14
Die Zeit der Wasserbedeckung ... 16
Der Grundwasserstand des Watts während der Trockenlage ... 20
Der Feuchtigkeitsgrad des Wattenbodens während der Trockenlage ... 21
Der Sauerstoff- und Schwefelwasserstoffgehalt des Bodens ... 22
pH im Wattengrundwasser ... 24
Salzgehalt auf dem Watt ... 25
Die Temperaturverhältnisse des Watts ... 26
Die Nahrungsstoffe des Watts ... 29
Übersicht über die physikalisch-chemischen Faktoren ... 30

Hauptzüge aus der allgemeinen Biologie der Wattenfauna ... 33
Faunaliste ... 33
Fortpflanzungsbiologie ... 35
Siedlungsweise ... 41
Andere ökologische Verhältnisse ... 49
Bewegungsvermögen und Wanderungen ... 51
Ernährungstypen und Nahrung ... 54

Die Respirationsverhältnisse der Wattenfauna ... 59

Die Verteilung der einzelnen Altersgruppen von Cardium und Macoma auf das Watt ... 69

Wachstumsverhältnisse bei Cardium und Macoma ... 74

Die Verteilung der Fauna auf Querschnitte der Watten ... 78

Erörterung über das Verhältnis zwischen Fauna und äusseren Faktoren auf dem Watt ... 102

Umsatzverhältnisse auf den Watten ... 113

Zusammenfassung ... 116

Literaturverzeichnis ... 119

Dansk Resumé ... 123

EINLEITUNG.

Vorwort.

Auf der Halbinsel Skalling südöstlich von Blaavands Huk werden seit dem Sommer 1930 unter der Leitung des Herrn Dr. phil. Niels Nielsen mit Unterstützung vom Carlsbergfond eine Reihe Untersuchungen über Dünen, Marsch und Wattenmeer mit den anschliessenden morphologischen und biologischen Erscheinungen unternommen (Niels Nielsen, 1933).

Im Jahre 1931 wurde der Verfasser als Zoologe an die Untersuchungen geknüpft, und u. a. durch die Arbeiten über die Watten von Professor C. Wesenberg-Lund (1904) und Dr. Th. Mortensen (1922) angeregt, wurden nach gewissen orientierenden Studien diese Gebiete als besonderes Arbeitsfeld gewählt, da sich hieran Probleme von Interesse, nicht nur für das Studium des Wattenmeeres insbesondere, sondern auch für Fragen allgemeineren marinbiologischen Charakters anzuschliessen schienen.

Während seit den bahnbrechenden Untersuchungen Dr. C. G. J. Petersens über die quantitative Zusammensetzung der Fauna des Meeresbodens eine Anzahl wertvoller Untersuchungen über die Verhältnisse im tieferen Fahrwasser ausgeführt worden ist, war es bisher mit den gewöhnlich verwendeten Hilfsmitteln in den meisten Fällen nicht möglich, ähnliche Studien im seichten Wasser durchzuführen.

Das Bedürfnis nach solchen Untersuchungen ist aber allmählich sowohl aus wissenschaftlichen wie aus praktisch fischereiwirtschaftlichen Gründen stärker geworden, und in den letzten Jahren sind z. B. an der Nordsee eine Reihe Untersuchungen über verschiedene biologische Verhältnisse der Fauna des ganz seichten Wassers und der Gezeitenzone vorgenommen worden (Hagmeier u. Kändler, 1927; Wohlenberg, 1931; Orton, 1926—1933; Stephen, 1928—1935 u. a.).

Was Skalling und die Ho-Bucht betrifft, hat der Verfasser in erster Linie an einigen typischen Wattenörtlichkeiten an der Ostküste der Halbinsel Studien über die quantitative und qualitative Verteilung der Bodenfauna in der Erkenntnis vorgenommen, dass eine eingehende Darlegung dieser Verhältnisse für weitere Untersuchungen über andere an die Ökologie des Gebietes geknüpfte Fragen von wesentlichem Belang ist.

Während solche Studien — besonders im tieferen Wasser — bisher meistens ohne eine gleichzeitige, möglichst exakte Schätzung der verschiedenen, das Tierleben etwa beeinflussenden äusseren Faktoren stattfanden, wurde es in der vorliegenden Arbeit rücksichtlich der prinzipiellen Bedeutung der Sache versucht, die günstige Gelegenheit in möglichst weitem Umfange

auszunutzen, die sich in dieser Beziehung auf den Watten darbietet, weil eine Reihe Faktoren sich hier durch grosse Schwankungen auswirken.

Die Behandlung dieser Probleme ist, wie es aus dem Inhaltsverzeichnis hervorgeht, in eine Reihe Abschnitte geteilt worden; zusammen genommen bilden diese die Grundlage einer Erörterung über die Verbreitungsverhältnisse der Arten auf einem Querschnitt des Wattes nach Massgabe der verschiedenen äusseren Faktoren.

Aus praktischen Gründen war es zunächst nur möglich, die eigentliche Wattenfauna zu behandeln, die hier als eine Gesamtheit betrachtet wurde, wenn auch der grösste Teil der Formen in vielen Fahrwassern, auch im etwas tieferen Wasser allgemein vorkommt; nur einzelne Arten scheinen besonders an die Gezeitenzone oder ähnliche Gebiete geknüpft zu sein (z. B. *Littorina*).

Auf die Gründe, weshalb eine Reihe Tierformen aus den tieferen Teilen der *Macoma*-Gemeinschaft auf dem eigentlichen Watt fehlen, ist hier auch nicht näher eingegangen; wie durch einzelne Untersuchungen nachgewiesen (Gowanloch, 1927 u. a.), scheinen sich aber hieran Probleme von grösstem Interesse anzuschliessen. Ferner ist zu erwähnen, dass in allem Wesentlichen nur die makroskopischen Arten berücksichtigt worden sind, indem es wegen der mit Studien der Mikrofauna verbundenen speziellen und überaus zeitraubenden Technik nicht möglich war, diesen interessanten Teil des Tierlebens des Wattes einer gründlichen Bearbeitung zu unterwerfen.

Soweit wie möglich wurde die Arbeit, wie oben erwähnt, so zurechtgelegt, dass sie einer erweiterten Untersuchung über die Ökologie der Ho-Bucht als Ausgangspunkt dienen kann; eine solche Untersuchung sollte, soweit es die Verhältnisse gestatten, dem Plane nach, nicht nur die Verbreitungsverhältnisse umfassen, sondern auch verschiedene Produktions-, Ernährungs- und Umsatzverhältnisse unter gebührender Rücksichtnahme auf sowohl Plankton, Bodentiere als auch Fischbestand zu beleuchten suchen (siehe Näheres, H. M. Thamdrup, 1935).

Die Bilder sind alle original; von den Photographien sind Abb. 101—110, 113—118, 120—121 und 123 von Herrn Dr. phil. Niels Nielsen aufgenommen; die Luftaufnahme ist Hærens Flyverkorps zu verdanken, während der Verfasser die übrigen aufgenommen hat.

Aus praktischen Gründen wurde nur ein so grosser Teil des gesammelten und bearbeiteten Zahlenmaterials in der Abhandlung mitgenommen, wie es zur Argumentation erforderlich war. Der übrige Teil des originalen Zahlenmaterials wird aber nach dem liebenswürdigen Entgegenkommen seitens Herrn Oberbibliothekar S. Dahls in der Universitätsbibliothek zu Kopenhagen aufbewahrt, wo es bei Anfrage an die Bibliothek zur Verfügung steht.

In der verflossenen Zeit ist mir als Mitarbeiter am Skallinglaboratorium verschiedentlich viel Beistand geleistet worden. Besonders möchte ich hier Herrn Dr. phil. Niels Nielsen nennen, unter dessen anregender Leitung die Arbeit des Skallinglaboratoriums auf eine Art und Weise durchgeführt wurde, die die grösste Achtung abzwingen muss. Sowohl für die guten Arbeitsbedingungen während der Untersuchungen wie für die vielen guten Beratungen und Aussprachen bin ich Dr. Niels Nielsen zu herzlichem Dank verpflichtet.

Eine so umfassende Arbeit wie die vorliegende liess sich ohne Unterstützung von verschiedener Seite nicht durchführen. In erster Linie sei erwähnt, dass mir einige Jahre hindurch im Zoophysiologischen Laboratorium, Kopenhagen, ein Arbeitsplatz zur Verfügung stand, und ich möchte dem Leiter desselben, Herrn Professor A. Krogh, für diesen Beistand sowie für anregende Beratungen und Anleitungen meine grösste Dankbarkeit bezeigen. Alle in dieser Arbeit beschriebenen physiologischen Versuche wurden in diesem Laboratorium ausgeführt, dessen Personal ich auch für bereitwillige Hilfeleistung Dank schuldig bin.

Herrn Professor Ad. S. Jensen sage ich Dank für das mir entgegengebrachte Wohlwollen und Verständnis, und Herrn Professor C. Wesenberg-Lund, dessen Arbeit über die Wattenfauna einen der Ausgangspunkte meiner Arbeit gebildet hat, bitte ich auch, für Anleitung und Beratung innerhalb der biologischen Gebiete, meinen Dank entgegenzunehmen.

Im Zoologischen Museum zu Kopenhagen hat man mich sowohl durch technische Hilfsmittel als auch in wissenschaftlicher Beziehung unterstützt, und ich bitte Herrn Dr. phil. Th. Mortensen, Herrn Dr. phil. P. L. Kramp und Herrn Dr. phil. K. L. Henriksen, mag. scient. Frau E. Wesenberg-Lund, Herrn Dr. phil. R. Spärck, Herrn cand. mag. K. Stephensen und Herrn mag. scient. G. Thorson, meinen besten Dank dafür entgegennehmen zu wollen.

Ebenfalls haben mir Herr Professor P. Boysen Jensen, Pflanzenphysiologisches Laboratorium, Herr Dr. phil. H. Blegvad, Dansk biologisk Station, Herr Dr. phil. J. P. Jacobsen, Herr cand. mag. M. H. Thomsen und Fräulein B. Hummel, Hydrographisches Laboratorium, Frau E. L. Mertz, Danmarks geologiske Undersøgelser, Herr mag. scient. H. Gry, Mineralogisches Museum sowie Herr Abteilungsingenieur F. Techt Hansen, Det danske Hedeselskab, Hilfe geleistet, wofür ich den Genannten zu bestem Dank verpflichtet bin.

Für die Übersetzung ist der Verfasser kgl. auth. Translateur Herr O. Engel vielen Dank schuldig.

Zuletzt aber nicht am wenigsten wird es mir eine liebe Pflicht sein, meiner Frau, cand. mag. Ebba Thamdrup, für ihre Mitarbeiterschaft im Skallinglaboratorium während der vergangenen Jahre zu danken.

Topographie.

Das Material zur vorliegenden Abhandlung ist hauptsächlich auf der Halbinsel Skalling gesammelt, aber durch eine ganze Reihe Beobachtungen von anderen Örtlichkeiten in der Ho-Bucht, bei Fanö und Esbjerg, sowie weiter südlich im nordeuropäischen Wattenmeer (Deutschland, Holland) ergänzt worden.

Da Skalling das am eingehendsten bearbeitete Gebiet ist, wird es in Rücksicht auf das Folgende zweckmässig sein, in kurzen Zügen einige topographische Angaben aufzuzeichnen. Über die Geologie und Entstehungsgeschichte der Halbinsel sei auf eine andere Mitteilung aus dem Skalling-Laboratorium durch Niels Nielsen (1935) hingewiesen.

Die Halbinsel beginnt ein Stück südlich von Blaavands Huk und erstreckt sich in Richtung Nordwest—Südost bis an das Graatief; die Südwestküste liegt nach der Nordsee

offen, während die nordöstliche Küste nach der flachen und geschützten Ho-Bucht zu gelegen ist, deren Topographie aus der beigefügten Karte hervorgeht (Abb. 1). Rechnet man als Nordgrenze Skallings die alte Kirchspielsgrenze zwischen Ho und Oxby und weiter östlich die seichte Sumpfstrecke Grönningen, und deren Ablauf Havnegröften, nach der Ho-Bucht hinaus, so ist die Länge der Halbinsel ca. 13 km; lässt man die Gezeitenzone ausser Betracht, findet sich die grösste Breite nahe der Mitte der Halbinsel; sie beträgt 2,5—2,7 km.

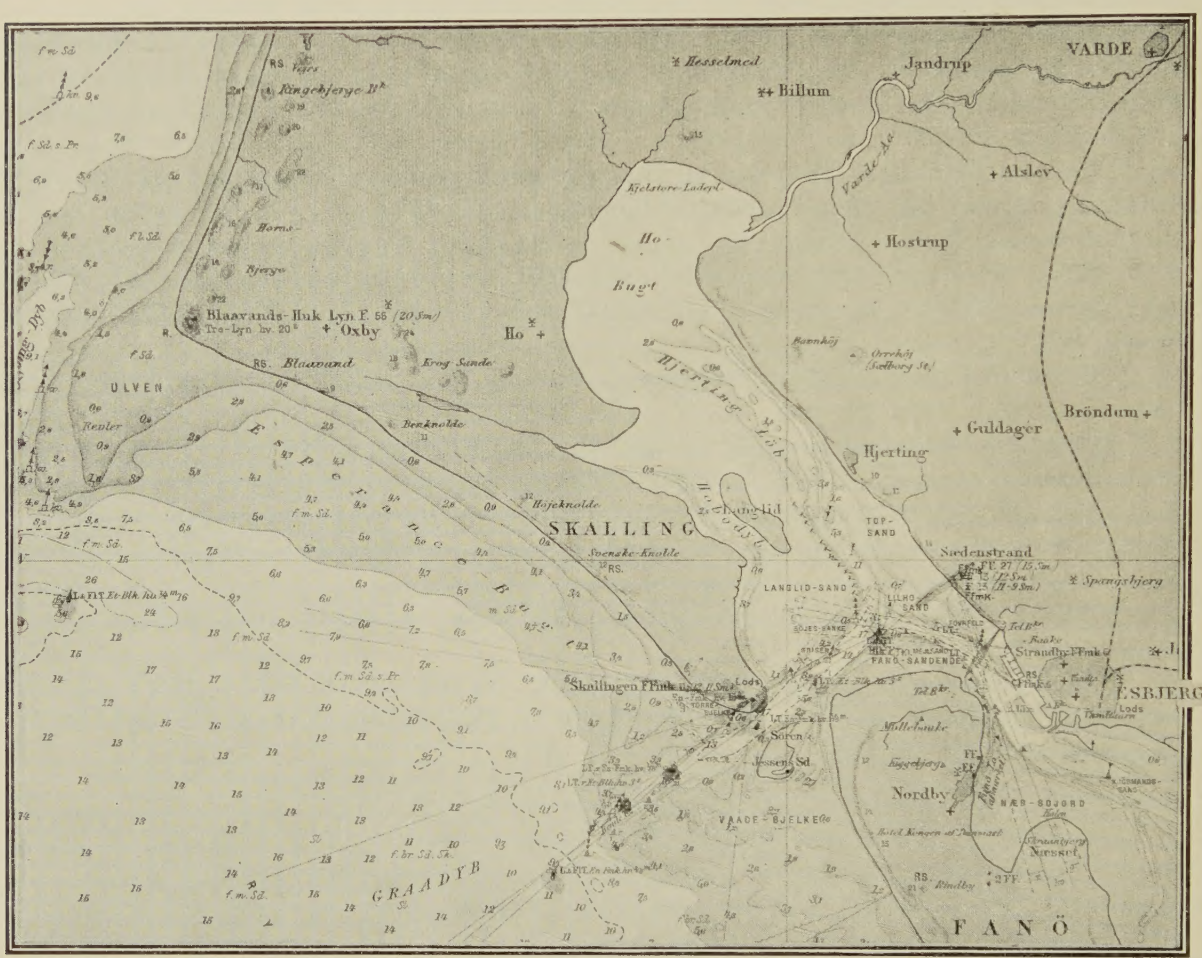


Abb. 1. Übersichtskarte über Skalling und die Ho-Bucht. 1:195.000. Tiefenangaben in m.

An der Südwestküste entlang (siehe Abb. 2) zieht sich eine verhältnismässig schmale Dünenreihe von wechselndem Alter und Aussehen, sowie von verschiedener Breite, an mehreren Stellen durch Sanddeiche zum Schutz gegen Angriffe des Meeres ausgebessert. Der Abstand zwischen den Dünen und der Nordsee ist in der nördlichen Hälfte 200—300 m, vergrössert sich aber südlich vom Laboratorium unter Bildung einer kilometerbreiten, flachen Sandebene, die in nur geringer Höhe über dem täglichen Hochwasserstand liegt und deshalb besonders im Winter bei stärkerer Flut überschwemmt wird. Die Breite der Gezeitenzone an der Meeresküste ist wegen des recht flachen Wassers und der ausgedehnten Sandbänke ziemlich ansehnlich, sie übersteigt doch nur selten 100 m.

Bei Sturmfluten hat das Meer oft die Dünen durchbrochen und sich quer über Skalling einen Weg gebahnt, mehr oder weniger flache rinnenförmige Läufe bildend, welche »Havrendinger« genannt werden. Sie sind in allen Alters- und Entwickelungsstufen zu sehen

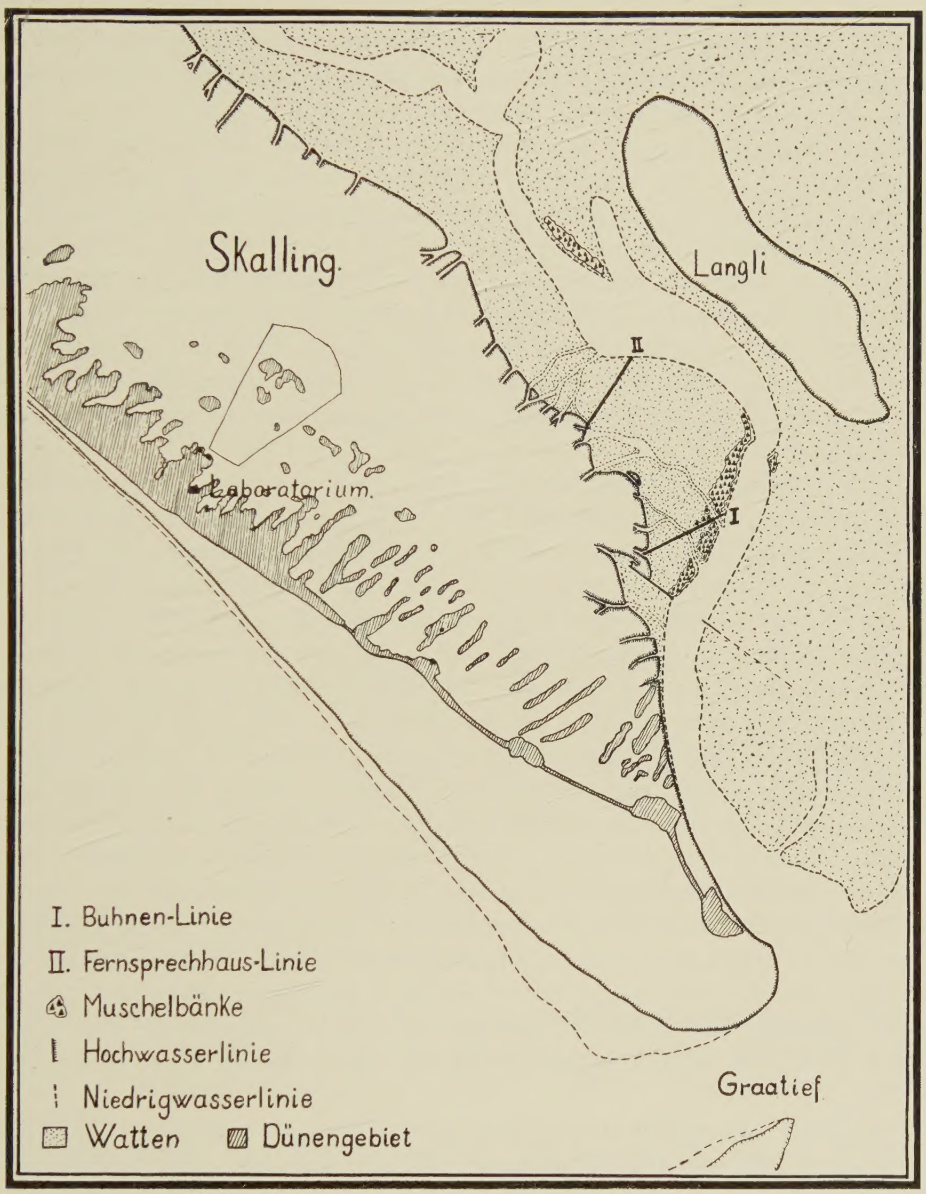


Abb. 2. Sonderkarte über Skalling. 1: 50.000; links die Nordsee, rechts zwischen Skalling und Langli das Hobo Tief. Südlich von »I« erstreckt sich die Buhne in südöstlicher Richtung.

und haben der Morphologie der Halbinsel ihr Gepräge gegeben; der grösste, eine kilometerbreite Sandebene, die vom Seedeich im Westen bis an die Ho-Bucht nach Osten hin reicht, liegt gerade am Nordrande der Halbinsel und wird »Havbanken« (die Meeresbank) oder »Skomagersletten« (die Schusterebene) genannt.

Das Land östlich der Dünenreihe ist in seiner grössten Ausdehnung ganz flach, mit

einer mehr oder weniger dichten Vegetation bestanden, die in den östlicheren Teilen, die unter dem Einfluss der Gezeiten stehen, Marschwiesen bildet (siehe Näheres unter E. K. Gabrielsen & J. Iversen, 1933). Diese Marschwiesen zerfallen in zwei Zonen, eine Binnenmarsch am östlichen Dünenfuss und eine Aussenmarsch ganz östlich an der Ho-Bucht entlang. Keiner dieser Marschtypen reicht jedoch südlicher als 2—3 km von der Südspitze, wo das Dünengelände bis an die Ho-Bucht geht. Längs der Ho-Bucht bildet die Aussenmarsch auf grossen Strecken einen 20—40 cm hohen Erosionsabhang.

Mit Ausnahme von kürzeren Strecken gibt es zwischen der Binnen- und der Aussenmarsch ein *Salicornia*-Watt, das bequemlichkeitshalber als das Binnenwatt bezeichnet wird. Durch zahlreiche, verzweigte Priele, die die Aussenmarsch durchbrechen (Abb. 100), steht es mit der Ho-Bucht in Verbindung, sodass das Meer bei Flut diese Teile überschwemmen kann, die bei Ebbe mehr oder weniger blossgelegt sind. Nach Norden hin geht das Binnenwatt sanft in die vorerwähnte »Skomagerslette« über. Je nach den herrschenden Gezeiten- und Wetterverhältnissen ändert sich die Grösse der überschwemmten Flächen. Bei besonders starkem Hochwasser und bei Sturmflut wird auch die Binnenmarsch überspült, die von einem selbständigen wenn auch weit weniger umfassenden Prielsystem durchzogen ist, das auf das Binnenwatt ausmündet.

Mit dem Vorstrande der Westküste, dem Binnenwatt und den Prielsystemen sind schon drei charakteristische Gebiete der Gezeitenzone erwähnt, und hierzu kommen dann noch die eigentlichen Wattgebiete, deren Tierleben der Gegenstand der vorliegenden Arbeit ist. Unter der Bezeichnung Watten sind hier die Teile der Gezeitenzone zu verstehen, die als ebene, nur sanft abfallende Flächen vor dem direkten Einfluss des offenen Meeres geschützt liegen. Solche Watten finden sich an der Nordostküste Skallings bis an das Hobo Tief, eine 2—3 m tiefe Rinne, die sich von dem Graatief nördwärts längs der Ostküste Skallings bis zum Ausfluss des vorerwähnten »Havnegröft« erstreckt; auf der anderen Seite des Laufes liegt am südlichsten die grosse Wattstrecke Langli Sand, dann folgt die kleine Düneninsel, welche der ersteren den Namen gegeben hat, und am nördlichsten zwischen Langli und der Gegend nördlich von Skalling findet sich ein ansehnliches Watt, das diese beiden Punkte verbindet, und über welches ein Ebbeweg führt.

Die Watten auf der Skallingseite beginnen ca. 2 km nördlich von dem Ende von Skalling am Nordrande einer Dünenreihe, die hier bis an die Ho-Bucht reicht. Südlich von diesem Punkte ist die Gezeitenzone eine steile Sandküste, eine Folge des starken und tiefen Gezeitenstromes, der hier gerade unter Land läuft. Nördlich derselben dehnt sich das Watt immer weiter aus, um ungefähr angesichts der Südspitze Langlis seine grösste Breite, ca. 900 m, zu erreichen. Von hier setzt es sich in nordwestlicher Richtung mit einer Breite von ca. 400—500 m fort.

Ein grosser Teil dieser Watten sind Sandwatten, aber auch Strecken mit schlickgemischtem Boden kommen vor, teils im nördlichsten Teil und teils auf einer Strecke zwischen dem östlichsten Punkte des Watts und einer Spundwand oder einer Buhne, die im Jahre 1905 ca. 600 m nördlich von der Südspitze des Wattengebietes eingerammt worden ist (vgl. Abb. 2 u. 100.). Innerhalb dieses Gebietes findet man das gemischte Watt in einem Gürtel am Hobo Tief entlang, während die weiter westlich liegenden Teile meistens Sandwatten sind.

Eigentliche Schlickwatten gibt es auf Skalling nicht, sie sind überhaupt eine im ganzen Wattenmeer verhältnismässig seltene, lokale Erscheinung. Dafür sind das Sandwatt und das gemischte Watt um so mehr verbreitet, und da es von Interesse sein würde, diese Haupttypen näher zu studieren, wurde im Jahre 1931 zunächst eine Probelinie etwas nördlich von der

besagten Spundwand ausgelegt (siehe die Karte Abb. 2 und Abb. 100). Diese Linie, die im Folgenden die Buhnen-Linie benannt ist, hat ihren Nullpunkt auf einer kleinen Marschinsel in der Mündung eines Priels (Abb. 101) und zieht sich von hier gegen das Hobo Tief in nordnordöstlicher Richtung (Abb. 101—106). Die Buhnen-Linie ist ca. 500 m lang und wird ca. 300 m v. 0′[1]) von einem Priel durchschnitten, der das Watt in eine westlich gelegene Terrasse vorwiegend mit Sandboden und eine östliche mit vorherrschend gemischtem Boden teilt.

Die Niveauverhältnisse werden aus Abb. 3 hervorgehen; es sei erwähnt, dass die innere Terrasse eine ziemlich starke Neigung (1 : 500), die äussere bis 500 m v. 0′ aber einen sanfteren Fall (1 : 900) hat[2]).

Auf der äusseren Terrasse gibt es ein stark entwickeltes System von Muschelbänken,

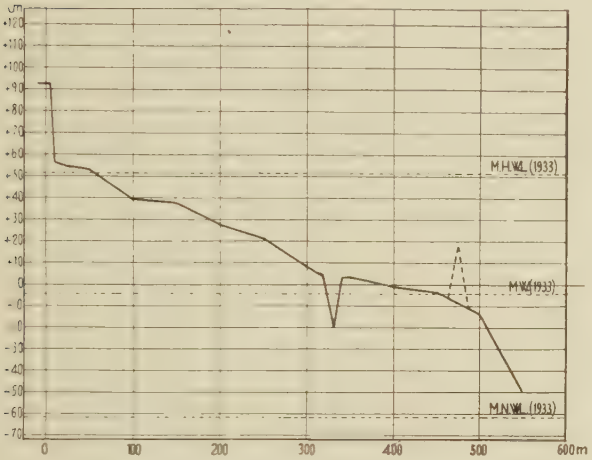


Abb. 3. Querschnitt der Buhnen-Linie, im Sommer 1934 nivelliert, mit Angaben von 10 cm Koten über und unter dem Nullpunkt des Pegels. Links in der Marschkante der Nullpunkt der Linie; in der Mitte der Ausfluss eines Priels; rechts Muschelbänke ca. 475 m v. 0′; MHWL, MW und MNWL rechts sind die mittlere Hochwasserlinie, Mittelwasserstand bzw. mittlere Niedrigwasserlinie im Jahre 1933.

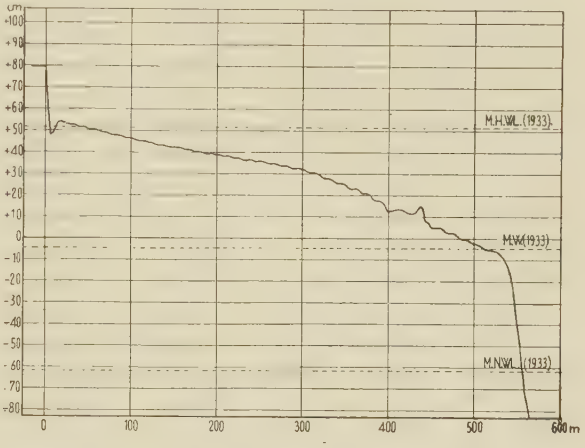


Abb. 4. Querschnitt der Fernsprechhaus-Linie, im Sommer 1933 nivelliert; Kotenangaben u. a. m. wie Abb. 3. Der Nullpunkt in der Marsch links; die Wattoberfläche mit niedrigen im Querschnitt angegebenen Sandbänken.

das in beträchtlichen Massen die Schutz- und Abflussverhältnisse beeinflussen (Abb. 105—106). Von dem grössten Teil der Buhnen-Linie gilt es übrigens, dass Wellenschlag und starker Strom sich nicht in nennenswertem Masse geltend machen; Seegangsrippeln werden so nur selten vorkommen.

Eine andere Probelinie, die seit dem Sommer 1932 benutzt ist, liegt der Mitte von Langli gegenüber, nördlich von dem breitesten Teil der Skallingwatten (siehe die Karte Abb. 2 und Abb. 100). Diese Linie, die die Fernsprechhaus-Linie benannt wird, ist gleichfalls ca. 500 m lang; sie geht von dem Marschrande nach dem Hobo Tief in nordöstlicher Richtung hinaus. Die Fernsprechhaus-Linie liegt in einem typischen Sandwatt von einem ganz anderen Charakter als die Buhnen-Linie. Ihre Niveauverhältnisse gehen aus Abb. 4 hervor; hieraus

[1]) Die Bezeichnung »m v. 0′« wird im Folgenden als Ausdrück für: Meter vom Nullpunkt, gebraucht werden.

[2]) Die Ausdrücke äussere und innere bezeichnen hier und im Folgenden die der Marschkante (Nullpunkt) am fernsten bzw. am nächsten liegenden Teile des Wattes.

ist ersichtlich, dass die Neigung von 0—300 m v. 0′ ganz schwach ist (1:1300), dann nimmt der Fall auf der Strecke von 300—500 m v. 0′ etwas zu (1:600) und wird zum Schluss nach dem Hobo Tief hinunter erheblich steiler. Im Vergleich zu der Buhnen-Linie ist der grösste Teil dieses Wattes recht hochliegend mit schlechten Abflussverhältnissen. Die Fernsprechhaus-Linie liegt vor Wellenschlag und Strom auch nicht so gut geschützt; während der Überflutung wird der Gezeitenstrom mit nicht geringer Geschwindigkeit in nordsüdlicher oder entgegengesetzter Richtung über das Watt fliessen, sodass auf den äussersten 200—300 m eine Reihe niedriger Sandbänke mit derselben Orientierung gebildet wird (Abb. 107). Seegangsrippeln sind auch eine häufige Erscheinung auf der Linie.

Was den Pflanzenwuchs auf den beiden erwähnten Probelinien betrifft, entbehrt die Fernsprechhaus-Linie, von den Diatomeen-Rasen u. ähnl. abgesehen, dessen gänzlich, während man auf der Buhnen-Linie von einem Bewuchs von *Fucus* in Verbindung mit den Muschelbänken von 400—500 m v. 0′, sowie von einer äusserst zerstreuten und spärlichen *Zostera nana* Vegetation von ca. 350—450 m v. 0′ sprechen kann. Diese Gürtel können trotz ihrer Dürftigkeit an die von Nienburg (1927) beschriebenen Pflanzenzonen von List erinnern, wenn die betreffenden Höhenlagen auch etwas davon abweichen. Ausser den weit verbreiteten Diatomeen-Rasen gibt es im oberen Teil der Buhnen-Linie (10—75 m v. 0′) ein ganzes Geflecht von feinen Grünalgenfäden, die die oberen Schichten des Bodens durchweben. In biologischer Bedeutung dürfen sie doch nicht mit den dicken Algendecken verglichen werden, die an ähnlichen Stellen vorkommen können. Von 10—25 m v. 0′ kommen auch einzelne *Salicornia*-Pflanzen vor.

Ausser den Buhnen- und Fernsprechhaus-Linien, deren gegenseitiges Verhältnis zu studieren von grösstem Interesse sein wird, ist im nördlichen Teil der Skallingwatten noch eine Linie untersucht worden (die Lager-Linie genannt, Abb. 108); endlich sind mehrere Beobachtungen auf einer kleinen, eigentümlichen Wattstrecke gemacht worden, die sich von der Ho-Bucht längs der Süd- und Westküste des südlichsten Dünengeländes (des Dünenwattes) auf Skalling einschiebt.

Das Beobachtungsfeld erstreckt sich natürlich auch auf die übrigen vorerwähnten Gebiete in der Gezeitenzone auf Skalling, diese werden aber nur berührt, wenn sie den eigentlichen Gegenstand, das Tierleben der Watten, ergänzen können.

Der Charakter derjenigen Örtlichkeiten ausserhalb Skallings, die vom Verfasser untersucht worden sind, wird in der Verbindung, in der sie im Texte vorkommen, erwähnt werden, und dasselbe gilt von denjenigen Örtlichkeiten, die zwecks Vergleich nach der Literatur erwähnt werden.

Allgemeine Technik.

Bei einer Beurteilung der erzielten Resultate und bei einem etwaigen Vergleich mit anderen Untersuchungen wird es von Bedeutung sein, die Hauptzüge der hier verwendeten Technik zu kennen. Bei einer so verhältnismässig komplizierten Untersuchung lassen sich viele verschiedene Methoden anwenden, um die gesteckten Ziele zu erreichen, sodass die Wahl des technischen Verfahrens allein für den Erfolg bis zu einem gewissen Grade massgebend sein kann.

In diesem Abschnitt werden nur die allgemeinere Technik mit Bezug auf Vermessung, Einsammeln und Bonitierung, sowie einige wenige Hilfsmittel bei biologischen Beob-

achtungen erwähnt; die speziellere Technik bei der Untersuchung der physikalisch-chemischen Faktoren und der physiologischen Verhältnisse der Wattenfauna wird in den betreffenden Abschnitten (S. 14 und 59) besprochen werden.

A. Vermessung der topographischen Verhältnisse.

Bei Untersuchungen, die wie die vorliegenden mehrere Jahre hindurch an denselben Orten vorgenommen werden, ist es von wesentlicher Bedeutung, dass die verschiedenen Örtlichkeiten sich mit genügender Sicherheit festlegen und wiederfinden lassen. Nachstehendes Verfahren hatte guten Erfolg: Der Nullpunkt der betreffenden Probelinie wird durch einen am Marschrande eingegrabenen Betonpfahl fixiert; um die Richtung der Linie festlegen zu können, wird ca. 100 m weiter in der Marsch noch ein Betonpfahl eingegraben. Dann werden mittels eines grossen Zirkels, der über einen Meter spannt und an der Spitze mit einem Handgriff versehen ist, die verschiedenen Abstände vom Nullpunkt zu den einzelnen Stationen ausgemessen, indem für jede Station ein Merkpfahl eingerammt wird. Mit einiger Fertigkeit lässt sich die Richtung sehr genau einhalten, und bei wiederholten Vermessungen hat es sich ergeben, dass die Abweichungen in der Regel unter einem Meter liegen. Wegen Erosion, Eisgang und menschlichen Eingreifens ist es selten möglich, längere Zeit hindurch dieselben Merkpfähle zu verwenden, aber auf die hier erwähnte Weise kann man immer wieder die Linien schnell und sicher rekonstruieren.

Die Niveauverhältnisse jeder einzelnen Linie sind durch ein gewöhnliches Nivellement mittels eines Theodolits mit 6-facher Vergrösserung bestimmt worden. Die Buhnen-Linie wurde zum ersten Mal im Sommer 1931 nivelliert; das Nivellement wurde im Sommer 1933 und 1934 nachgeprüft; die nachgewiesenen Schwankungen sind ganz gering. Das Niveau der Probelinien im Verhältnis zur dänischen Normalnull ist durch ein Präzisionsnivellement direkt bestimmt; mit Bezug auf die Buhnen-Linie wurde das Nivellement im Jahre 1934 von Det danske Hedeselskab ausgeführt, während die Fernsprechhaus-Linie erst im Frühling 1935 vom Verfasser festgelegt wurde.

B. Einsammlungs- und Bonitierungstechnik.

Wenn die Probelinien bis auf anderthalb Stunde vom Laboratorium in einer schwer zu befahrenden Gegend liegen, wird die Beförderungsfrage bei einer umfassenderen Untersuchung von Interesse. Auf Skalling wurde versucht, diese Frage durch den Gebrauch von Schulterjochen zu lösen; später wurde aber ein leichter, zweiräderiger Handwagen benutzt (siehe Abb. 101). Auf dem Sandwatt genügt ein solcher Wagen auch als Ausgangspunkt für die Untersuchungen; dort aber, wo der Schlick zunimmt, wurde ein Schlitten mit ca. 10 cm breiten Kufen und einem kleinen Gepäckraum für Gläser u. dergl. verwendet (siehe Abb. 109).

Die Einsammlungs- und Bonitierungsmethoden bezwecken, die möglichst richtigen Ziffern für Anzahl und Rohgewichte des Bestandes festzustellen; es wurde versucht, dies teils durch direktes Einsammeln, Wägen und Aufzählen der Tiere, teils durch indirektere Methoden für gewisse Würmer zu erreichen. Da ein grosser Teil dieser Arbeit während des Blossliegens des Watts bei Ebbe ausgeführt worden ist, konnte genau überwacht werden, dass alles, was die untersuchten Flächen an Tieren darbieten, mitgenommen wurde; die Genauigkeit wird so, besonders was die tiefersiedelnden Arten betrifft, ziemlich grösser als bei Probeentnahmen mit einem gewöhnlichen Petersen-Bodengreifer vom Boot aus.

Bei der Entnahme von Bodenproben zur direkten Bonitierung des Tierlebens wurden quadratische, galvanisierte, eiserne Rahmen 25—50 cm hoch und mit Querschnitten von $^1/_{10}$—$^1/_{25}$ oder $^1/_{23}$ m² verwendet, ferner galvanisierte, eiserne Zylinder von $^1/_{144}$ und $^1/_{1000}$ m² (10—25 cm hoch) zur Einsammlung von Kleinformen, die besonders zahlreich vertreten sind (vergl. Abb. 106).

Bei der Verwendung von grösseren Stechern ($^1/_{10}$—$^1/_{25}$ m²) wurden diese ca. 25 cm in den Boden eingepresst; mit einer kleinen Schaufel wird der Inhalt in dazu geeignete Siebe hinübergeschüttet und das Material gespült. Die zylindrischen Stecher werden ca. 15 cm hineingepresst und mit Inhalt aufgegraben, worauf das Material wie vorher behandelt wird.

Beim Aussieben des Materials von den grossen Stechern wurden drei Siebe mit einem Durchmesser von ca. 50 cm (mit je zwei Henkeln versehen) benützt. Die Maschenweite ist 12 mm, 6 mm bzw. 1.9 mm im Quadrat. Oft wurde das feinste Sieb allein verwendet. Zu den kleineren Proben ist ein kleines Sieb benutzt worden, dessen Boden aus Phosphorbronze an den Rahmen gelötet ist, da die Tiere sonst in Undichtigkeiten am Rande leicht verschwinden können; **die Maschenweite dieses Siebes ist ca. 0.9 mm im Quadrat.**

Eine indirektere Bonitierungsmethode wurde beim Sandwurm verwendet, der ausser durch direkte Probeentnahmen, auch nach der Anzahl der Kothaufen auf Arealen von 1 m² (mit dem Meterzirkel gemessen) gezählt wurde. Diese Ziffern, die im Folgenden angewandt sind, entsprechen, soweit es sich feststellen liess, genau der tatsächlichen Anzahl der Tiere, dies wurde nachgewiesen, teils durch Ausgraben der Würmer (wodurch jedoch einzelne der Aufmerksamkeit entgehen können), teils dadurch, dass die Haufen auf einer abgesteckten Fläche geebnet und die Anzahl der jedesmal neu gebildeten gezählt wurde. Da diese Zahl immer gleich bleibt, muss man annehmen, dass die genannte Zählmethode ein durchaus zuverlässiges Bild von der Verteilung gibt[1]). In gewissen Perioden des Jahres kann man die Haufen der Nullgruppe von denen der erwachsenen Würmer unterscheiden und gesondert zählen.

Am schwierigsten zu bonitieren war *Pygospio elegans*; diese fadendünnen Würmer, welche in feinen Sandröhren versteckt leben, gehen durch alle verwendbaren Siebe hindurch und bleiben bei Schlammversuchen unauffindbar. Bei der vorliegenden Untersuchung war es deshalb erforderlich, die Bonitierung dieser Tiere auf die Anzahl von Sandröhren im Boden und auf das Wägen einer Reihe freigelegter Tiere zu gründen. Die Zählung der Tiere ist am leichtesten vorzunehmen, wenn man mit einem Stecher von $^1/_{1000}$ m² aus dem Wattenboden einen Propfen ausstich, die Oberfläche des Propfens ca. 1 cm über die Oberkante des Stechers hinausschiebt und darauf mit einer Blumenspritze (siehe Abb. 109 auf dem Schlitten) den Sand behutsam wegspült, bis die so abgedeckten Rohrenenden gezählt werden können. Das Spülen führt man so lange durch, bis die zweiastigen Rohren bis an den Hauptstamm bloßliegen. Bei Beobachtungen von kleineren nach Hause gebrachten Proben des Wattenbodens in einem Binokular liess sich mehrmals feststellen, dass alle oder fast alle Rohren bewohnt waren; aber trotzdem kommt die Sicherheit bei der Auftzählung von *Pygospio* den anderen Bonitierungen nicht gleich.

Auf jeder Probelinie wurden mehrere Stationen behandelt: auf der **Bahnen-Linie** sind gewöhnlich die Stationen 10, 25, 50, 100, 200, 300, 400 und 500 m v. 0' untersucht worden; oft wurden aber Stationen dazwischen eingeschoben. Auf der **Fernsprechhaus-Linie liegen die Stationen (5), 15, 150, 300, 450 und 500—520 m v. 0'.**

Für jede Station auf den Probelinien verteilt sich die Probeanzahl in der Regel folgendermassen:

[1]) Das Gewicht wird auf Grund ausgegrabener Proben berechnet.

$^1/_{10}$—$^1/_{25}$ m² Proben	3—5 per Station (am häufigsten 3) (Muscheln, Littorinen, grössere Würmer)
$^1/_{100}$ m² Proben	3—5 per Station (am häufigsten 5) (*Corophium*, Muscheln, *Hydrobia*)
$^1/_{1000}$ m² Proben	5—10 per Station (*Hydrobia* an gewissen Stellen)
Aufzählungen von Sandwürmern	Erwachsene Tiere: 10 auf 1 m² per Station Junge Tiere: 10 auf 0,25—1 m² per Station
Aufzählungen von *Pygospio*	10 auf $^1/_{1000}$ m² per Station.

Im ganzen besteht das eingesammelte und bearbeitete Material aus 265 $^1/_{10}$—$^1/_{25}$ m² Proben, 270 $^1/_{100}$ m² Proben, 100 $^1/_{1000}$ m² Proben, 1050 Aufzählungen von Sandwürmern und 400 *Pygospio*-Proben.

Die Konservierung des Materials ist in der Regel in Alkohol geschehen, indem Muscheln und Littorinen in Säckchen aus Käseleinwand gelegt, und diese wieder in grössere Eimer gesammelt wurden, während Kleinformen und Würmer in Opodeldocgläser und Tuben verteilt worden sind. Das Material von einem einzelnen Sommer ist sowohl in frischem als in konserviertem Zustande gezählt und gewogen worden, sodass das Verhältnis zwischen Rohgewicht und Alkoholgewicht festgestellt werden konnte. Unter Gewichtsangaben im Folgenden versteht sich jedoch immer das Gewicht spirituskonservierten Materials, was in den meisten Fällen ein wenig zu niedrige Werte gibt. Der Unterschied scheint aber gewöhnlich nicht grösser als 2—10 % zu sein. Mit Bezug auf die Würmer wurde die Anzahl nach der vorhandenen Anzahl Vorderenden berechnet. Die Vermessung des Muschelmaterials wurde mittels des Messapparats Prof. W. Johannsens (Johannsen, 1926, S. 13), eines Millimetermasstabes und einer Schieblehre unternommen.

C. Hilfsmittel bei biologischen Beobachtungen.

Beim Studium des Röhrenbaus, der Ernährungsweise u. a. m. von mehreren Tierformen wurde das Verfahren benutzt, die Wattoberfläche beim Auslegen einer Schicht rotgefärbten Sandes zu markieren (siehe Niels Nielsen, 1935). Auf diese Weise war es möglich, verschiedene Umlagerungsverhältnisse in Beziehung zur Fauna zu beobachten (siehe u. a. S. 43). Bei Beobachtungen biologischer Verhältnisse auf dem wasserbedeckten Watt hat sich ein einfaches Wasserteleskop als sehr nützlich erwiesen. Zu ähnlichen Zwecken wurden übrigens Aquarien im Laboratorium aufgestellt, entweder in grösserem Format oder so klein, dass sie unter einem binokulären Mikroskop angebracht werden konnten.

PHYSIKALISCH-CHEMISCHE FAKTOREN.

Von tieferem Wasser sind so zu sagen keine umfassenderen Analysen derjenigen Faktoren zu finden, die mehr oder weniger direkt auf die Bodenfauna einwirken können; vom Tidengebiet kommen einzelne solche Übersichte vor (z. B. Bruce, 1928), die Verhältnisse auf den Watten sind aber noch so wenig bekannt, dass eine eingehendere Besprechung hier als berechtigt erscheint.

Ein vollständiges Material lässt sich doch zur Zeit nur schwer herbeischaffen, aber soweit es die Verhältnisse erlaubt haben, ist hier eine Bearbeitung der wichtigsten physikalisch-chemischen Faktoren versucht worden, denen nach unserem heutigen Wissen eine etwaige Bedeutung für das Tierleben der Watten beigemessen werden muss.

Während der Arbeit hat es sich ergeben, dass einzelne Faktoren anscheinend keinen grösseren Einfluss auf die Verbreitungsverhältnisse der Fauna auf den Skallingwatten gehabt haben, da sie aber dazu dienen, das Bild soweit wie möglich zu vervollständigen und bei Vergleichen mit anderen Untersuchungen etwa von Nutzen sein können, wurden sie auch in der spezielleren Erwähnung beibehalten.

Auf der anderen Seite sind Faktoren wie Strom und Wellenschlag nicht berücksichtigt worden, obwohl es anzunehmen ist, dass sie biologisch direkt oder indirekt von wesentlicher Bedeutung sind. Die Ursache sind die überaus grossen technischen Schwierigkeiten, die mit wirkungsvollen Messungen verbunden sind. Bei späteren Untersuchungen wird es doch wertvoll sein, auch diese Fragen mitzunehmen.

Die Korngrössenverhältnisse des Wattenbodens.

Methodik: Korngrössenuntersuchungen sind in biologischer Hinsicht mehrmals benutzt worden (Allen, 1899; Bruce, 1928; Davis, 1925; Prenant, 1932 u. a.) und verschiedene Methoden wurden in Verwendung gebracht. Ausser der unten gegebenen Beschreibung des hier verwendeten Verfahrens kann auf ein Sammelwerk von Gessner (1931) hingewiesen werden.

Auf den einzelnen Stationen der Skallingwatten wurden mittels eines zylindrischen Stechers (siehe Abb. 109) mit einem Querschnittsareal von 4,15 cm² 3—5 Proben genommen. Die Probetiefe geht im Jahre 1933 von 0—20 cm, im Jahre 1934 von 0—10 cm. Der hierdurch in den Analysen entstandene Unterschied zeigt sich hauptsächlich durch einen geringeren Gehalt an gröberen Bestandteilen im Jahre 1934 als im Jahre 1933. Die tiefsten Bodenschichten sind also die gröbsten, was man schon beim Graben beobachten kann.

Die Proben wurden vor der Aufbewahrung luftgetrocknet bei ca. 70°. Bei den Korn-

grössenanalysen der Proben von der Fernsprechhaus-Linie 1933 und 1934 sowie der Buhnen-Linie 1933 wurden zuerst Körner unter 0,02 mm im Schlämmzylinder nach der Atterberg'schen Methode abgesondert, worauf die Sortierung in die Gruppen 0,02—0,1, 0,1—0,2, 0,2—0,5 und >0,5 mm durch Drahtnetzsiebe mit quadratischen Maschen von entsprechenden Dimensionen vorgenommen worden ist. Alle diese Analysen wurden von Assistent, Frau E. L. Mertz, Danmarks geologiske Undersøgelser, ausgeführt.

Die Proben von der Buhnen-Linie 1934 wurden von Herrn mag. sc. & cand. mag. H. Gry, Mineralogisches Museum, Kopenhagen, analysiert, indem Korngrössen von <0,02 wie oben abgeschlämmt wurden, während die Intervalle zwischen 0,02—0,2 mm durch die Spülmethode in einem Orth'schen Trichter fraktioniert worden sind. Die Wasserstromgeschwindigkeiten sind nach dem Oseen'schen Gesetz bestimmt, und das untersuchte Material zu einem spezifischen Gewicht von 2,65 berechnet worden. Körner über 0,2 mm wurden beim Durchsieben durch Plattensieb mit zirkulären Löchern in Gruppen gesondert.

Sommer 1933. Die Zahlen zeigen für jede Station den Anteil der einzelnen Korngrössengruppen in Gewichtsprozente der ganzen Probe. Korngrössen in mm.

Tabelle 1. Buhnen-Linie.

Station m. v. 0'.	< 0,02	0,02—0,1	0,1—0,2	0,2—0,5	> 0,5
10 ...	2,30	0,80	50,00	42,60	4,30
50 ...	1,50	0,40	48,50	37,10	12,50
100 ...	1,50	0,30	55,00	39,70	3,50
200 ...	3,20	1,10	71,50	23,40	0,80
300 ...	8,60	3,80	55,40	29,30	2,90
400 ...	9,20	4,40	46,10	37,70	2,60
500 ...	8,30	17,70	63,40	10,40	0,20
475*)..	24,26	14,04	50,40	5,14	6,16

*) Mytilusbank (Proben vom Herbst 1934).

Tabelle 2. Fernsprechhaus-Linie.

Station m. v. 0'.	< 0,02	0,02—0,1	0,1—0,2	0,2—0,5	> 0,5
15....	0	0	35,72	61,83	2,45
150....	0	0,54	38,86	59,32	1,28
300....	0	0,44	34,10	65,03	0,43
450....	0	1,12	36,92	60,47	1,39
500....	0	1,17	45,16	52,72	0,91

Die Korngrössenanalysen, von denen hier nur Beispiele von 1933 gegeben sind[1]), zeigen, dass sowohl auf der Buhnen-Linie als auf der Fernsprechhaus-Linie eine sehr starke Sortierung des Bodenmaterials stattgefunden hat, und ferner, dass Bestandteile gröber als ca. 2 mm (Steinchen od. dergl.) fast ganz fehlen. Die Schwankungen von Jahr zu Jahr sind nur ganz gering.

Die Fernsprechhaus-Linie ist eine typische Vertreterin des reinen Sandwattes; ihr grösstes Gewichtsprozent liegt zwischen Korngrössen von 0,2—0,5 mm, und an Bestandteilen feiner als 0,02 mm geht es ihr völlig ab. Ihre verschiedenen Zonen zeigen im grossen ganzen den nämlichen Charakter (siehe Tabelle 2).

Auf der Buhnen-Linie (Tabelle 1) müssen die oberen 200—250 m des Watts auch als Sandwatt bezeichnet werden, hier und weiter hinaus ist aber die vorherrschende Gruppe um einen Grad feiner als auf der Fernsprechhaus-Linie: 0,1—0,2 mm gegen 0,2—0,5 mm.

[1]) Das vollständige Material steht, wie früher erwähnt, bei Anfrage an die Universitätsbibliothek, Kopenhagen, zur Verfügung.

Von 250–300 m vom Nullpunkt ab finden wir einen anderen Typ, indem die oberen Schichten mit feinen Bestandteilen (<0,02 mm) reichlich durchmischt sind, sodass man hier von einem gemischten Watt sprechen kann. Ausserhalb 500 m vom Nullpunkt liegt eine Wattstrecke mit verhältnismässig reinem Sandboden. Sie wird nur bei starker Ebbe blossgelegt; von diesem Teil sind keine Proben vorhanden.

Was die Bodenbeschaffenheit betrifft, sind die Muschelbänke etwas für sich (vgl. Tabelle 1), indem die Korngrössen von denen der umgebenden Wattstrecken sehr deutlich abweichen. Der Grund dazu ist sicher in den besonderen Ablagerungsverhältnissen zu suchen, die mit der spezielleren Flora und Fauna in Zusammenhang stehen.

Die Zeit der Wasserbedeckung.

Methodik: Mittels eines selbstregistrierenden Achttage-Pegels, der am östlichen Ende der Spundwand südlich der Buhnen-Linie von Det danske Hedeselskab aufgestellt worden ist, sind im Laufe der Zeit vom Oktober 1932 bis zum Dezember 1933 einschliesslich Kurven über die täglichen Wasserstandsschwankungen an dieser Stelle aufgezeichnet worden. Es ist durch ein Präzisionsnivellement festgelegt worden, dass der Nullpunkt des Pegels 19 cm unter dem dänischen Normalnull liegt. Ferner wurden, wie früher erwähnt (S. 11), die beiden Probelinien im Verhältnis zum Pegel einnivelliert, sodass es auf Grund der Wasserstandskurven möglich ist, für die einzelnen Punkte auf den Probelinien die Zeit der Wasserbedeckung zu berechnen.

Während die Buhnen-Linie dem Pegel so nahe liegt, dass diese Berechnung als völlig korrekt anzusehen ist, kann die absolute Höhe der Flutwelle auf der Fernsprechhaus-Linie vielleicht etwas davon abweichen; auf Grund der bisher unternommenen Messungen aber, die sich jedoch nicht mit sehr grosser Genauigkeit durchführen liessen, und auf Grund der Angaben, die von ähnlichen Örtlichkeiten vorliegen (Blum, 1931), ist keine Ursache vorhanden, eine grössere Abweichung als ca. 5 cm vorauszusetzen.

Die hier und in den übrigen Abschnitten verwendeten Benennungen bezüglich der Gezeitenverhältnisse sind soweit wie möglich mit der von der Deutschen Seewarte (1933) benutzten Terminologie in Übereinstimmung gebracht worden.

Das vorliegende Material an Wasserstandsmessungen wurde von Det danske Hedeselskab, durch Herrn Abteilungsingenieur F. Techt Hansen, Slagelse, dem Verfasser gefälligst überlassen, teils in Gestalt einer möglichst kontinuierten Kurvenreihe über die täglichen Wasserstandsschwankungen innerhalb des vorerwähnten Zeitraums, teils als Diagramme und Tabellen über die Wasserbedeckungszeit der verschiedenen Kotenhöhen, sowie eine Übersicht über die Häufigkeit, mit der das Wasser im Laufe der untersuchten Monate die einzelne Kote passiert ist[1]). Die fraglichen Koten liegen auf beiden Seiten des Nullpunkts des Pegels in Abständen von 10 cm und werden mit $\div 100, \ldots \div 10, 0, +10, \ldots +100$ bezeichnet. Innerhalb dieses Bezirks liegen die untersuchten Probelinien.

Im Nachstehenden sollen auf Grund des obengenannten Materials und einiger anderen Daten folgende Verhältnisse beleuchtet werden:

[1]) Herr Ingenieur F. Techt Hansen wird in einer späteren Mitteilung über die erreichten Ergebnisse einen eingehenderen Bericht erstatten.

A. Die gesamte jährliche Wasserbedeckungszeit für jede der angeführten Koten, auf Grund des Materials vom Jahre 1933 berechnet.

B. Wie oft eine Station von einem oder mehreren aufeinander folgenden Hochwassern im Laufe des Jahres unberührt bleibt.

C. Nachweis von dem Einfluss der Windverhältnisse auf den Wasserstand der Skallingwatten.

Nach einer Behandlung dieser Punkte werden die Ergebnisse auf die für die Probelinien geltenden Höhenlagen überführt.

Tabelle 3. Wasserbedeckungszeit im Jahre 1933.
(In Stunden angegeben.)

Kote	Monate												Stunden pro Jahr	% Wasserbedeckung
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII		
+100	2	24	10	0	0	0	5	3	0	40	0	0	84	0,96
+ 90	9	34	23	2	1	0	13	6	0	51	0	0	139	1,6
+ 80	20	54	33	7	3	8	18	14	0	68	3	0	228	2,6
+ 70	32	84	63	15	10	15	34	38	3	89	8	7	398	4,5
+ 60	55	121	112	38	21	27	58	67	13	118	30	28	688	7,6
+ 50	76	162	168	72	37	52	96	117	39	167	50	60	1096	12,5
+ 40	120	220	222	127	84	92	158	180	95	220	99	107	1724	19,7
+ 30	180	276	274	189	136	152	225	242	156	290	152	145	2417	27,6
+ 20	252	323	332	248	198	204	284	350	229	334	212	212	3178	36,3
+ 10	310	383	372	285	262	282	344	365	285	392	270	242	3792	43,3
0	368	429	438	357	327	340	414	442	354	450	323	334	4576	52,3
÷ 10	414	467	489	431	396	401	474	494	412	500	383	392	5253	60,0
÷ 20	458	497	527	457	441	433	516	529	454	538	428	431	5709	65,1
÷ 30	506	525	567	486	470	470	552	583	495	568	472	476	6170	70,4
÷ 40	542	547	590	516	510	500	579	604	530	597	513	500	6528	74,5
÷ 50	590	587	620	565	554	532	617	636	557	626	558	544	6986	79,7
÷ 60	648	629	672	616	625	571	645	691	595	654	612	613	7571	86,5
÷ 70	712	663	728	685	692	628	689	720	651	707	665	676	8216	93,7
÷ 80	744	672	739	716	738	694	729	742	692	742	698	714	8620	98,4
÷ 90	744	672	744	720	744	719	743	744	719	744	715	740	8748	99,8
÷100	744	672	744	720	744	720	744	744	720	744	720	744	8760	100,0

A. Die Wasserbedeckungszeit der angeführten Koten ist in der beigefügten Tabelle 3 für jeden Monat im Jahre 1933 angegeben und dann für das ganze Jahr zusammengezählt worden. Auf Grund dieser letzteren Ziffern ist eine Kurve gezeichnet worden, nach welcher man die jährliche Wasserbedeckungszeit für jedes beliebige Niveau auf dem Watt bestimmen kann. Die Kurve ist nicht ganz eben, aber es wäre jedoch zu weitläufig, auf die Ursachen hierzu näher einzugehen (vgl. COLMAN, 1933), so wie auch keine Analyse von dem gegenseitigen Verhältnis der einzelnen Monate auf der vorliegenden Grundlage versucht werden soll.

Im Anschluss daran sind auch die jährliche Mittelhöhe für Flut und Ebbe, sowie der daraus folgende jährliche Durchschnittswasserstand berechnet worden. Die durchschnittliche

Hochwasserhöhe des Jahres (1933) liegt im Verhältnis zum Nullpunkt des Pegels bei + 51,8 cm, der Mittelwasserstand bei ÷4,45 cm, und der durchschnittliche Niedrigwasserstand bei ÷61,7 cm, den Wasserbedeckungsprozenten 11,4 %, 55,7 % bzw. 87,9 % entsprechend. Die durchschnittliche Amplitüde ist 113,5 cm. Bei einem Vergleich mit dem Pegel der Dänischen meteorologischen Station in Esbjerg und dem von Skalling scheinen die Änderungen an den beiden Orten parallel zu verlaufen. Auf Grund des Materials der Wetterwarte, das von einer sehr langen Reihe von Jahren vorliegt, kann festgestellt werden, dass der Mittelwasserstand für das Jahr 1933 10 cm unter dem normalen Mittelwasserstand liegt, ein Umstand, der gewiss auch von Skalling gelten und mit in Betracht gezogen werden muss.

Tabelle 4. Anzahl Perioden von einem oder mehreren aufeinander folgenden Hochwassern, die eine gewisse Kote nicht überfluten. 1933.

Kote	Länge der Perioden in Hochwassern ausgedrückt															
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	mehr als 15
+60	22	5	10	3	2	1	1	1	3	1	..	1	1	3	1	1—16, 2—20, 1—23, 1—25, 1—26, 1—33.
+50	64	9	2	2	4	1	3	1	..	3	1	1	..	1	..	1—18, 1—19, 1—21, 1—28.
+40	53	3	4	4	5	1	3	2	2	..	..	..	..	..	..	1—19.
+30	43	4	3	1	1	2	1	..	..	..	1	..	..	..	..	
+20	31	2	2	1	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	
+10	19	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	
0	5	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	
÷10	2	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	
÷20	1	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	
÷30	0	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	

B. Durch Aufzählungen auf den für das Jahr 1933 vorliegenden Wasserstandskurven ist es für die einzelnen Koten festgestellt worden, wie oft ein oder mehrere aufeinander folgende Hochwasser eine gegebene Kote nicht erreicht haben, wodurch Trockenlagen[1]) entstehen, die einem Zeitraum von ca. $12 \times (n + 1)$ Stunden entsprechen, wo n die Anzahl der nacheinander folgenden Hochwasser ist, die die betreffende Kote nicht erreichen. Das Ergebnis geht aus der Tabelle 4 hervor, welche eine Abnahme in der Anzahl langwieriger Trockenlagen zeigt, wenn man von der Kote +60 und abwarts bis zur Kote +10 geht, die jedesmal nur während eines einzelnen Hochwassers blossliegt; die Kote ÷30 wird von jedem Hochwasser überflutet.

C. Während es in vielen Gezeitengebieten einen deutlichen Unterschied zwischen dem Wasserstand bei Spring- und Nippflut gibt, wird dieser Unterschied an anderen Stellen so gering sein, dass die durch den Wind hervorgerufenen Schwankungen im Wasserstand ihn ganz verschwinden lassen. Vergleicht man die bei Skalling aufgezeichneten Wasserstandskurven mit den Phasen des Mondes und den von Nordby auf Fanö observierten Windverhältnissen, wird man finden, dass Abweichungen wegen Spring- und Nippflut, was die Ho-Bucht betrifft, vom Winde vollständig verwischt werden können. Mit Winden aus Westen und

[1]) Der Ausdruck Trockenlage wird im Folgenden die Zeit bezeichnen, in der das freie Meerwasser das Watt nicht bedeckt; über den Zustand der Wattoberfläche sagt er sonst nichts.

Südwesten und durchschnittlichen Stärken von ca. 2—3 oder darüber (nach der Skala 0—12) wird das Wasser durch das Graatief eingepresst werden und sich in der Ho-Bucht stauen; schlägt der Wind nach Nordwesten um, bleibt die Wirkung aus, wie auch ganz nördliche und südliche Winde so ziemlich wirkungslos sind. Dafür verursachen aber nordöstliche und südöstliche Winde mit Stärken von 2—3 oder darüber merkbares Niedrigwasser in der Bucht; hält der Wind aus dieser Richtung einige Zeit an, werden Höhenlagen bis zur Kote +30 herab Trockenlegungsperioden von bis auf ca. 144 Stunden ausgesetzt sein. Obwohl dies nicht so oft eintrifft, muss man doch diesen Perioden, die an die Fauna grosse Anforderungen stellen, Gewicht beimessen; sie werden S. 103 wieder erwähnt werden. Besonders ernstlich wird es sein, wenn langwierige Trockenlegungsperioden etwa mit strengem Froste zusammenfallen, wie es oft mit den häufigen nordöstlichen und südöstlichen Winden in den Winter- und Frühlingsmonaten der Fall sein kann.

Bei biologischen Untersuchungen im Tidengebiet hat man sich bis jetzt oft in bezug auf die Zeit der Wasserbedeckung mit ziemlich ungenauen Angaben befriedigen lassen, die bei Vergleichen sozusagen wertlos sind. Exaktere Messungen sind nur in einzelnen Arbeiten durchgeführt worden (z. B. Colman, 1933; Nienburg, 1927; Wilton, 1929) und im Hinblick auf die Verbreitung der Wattenfauna liegen solche Angaben noch nicht vor. Mit Bezug auf die beiden Probelinien auf Skalling lässt sich nach dem oben Angegebenen Folgendes feststellen (vergl. Abb. 5 u. 6): Im inneren Teil des Watts, wo beide Linien am Fusse der Marschkante in ungefähr gleichem Niveau liegen, ist die Zeit der Wasserbedeckung im grossen ganzen die nämliche (die Buhnen-Linie 9,7 %, die Fernsprechhaus-Linie 10,3 %), aber schon 100 m vom Nullpunkt ist der Unterschied merkbar, indem die Buhnen-Linie ca. 20 % Wasserbedeckungszeit gegen die 15 % der Fernsprechhaus-Linie erreicht hat. Noch grösser wird der Unterschied 300 m vom Nullpunkt, wo die Prozente 44,5 bzw. 25,7 sind. 450 m vom Nullpunkt nähern sie sich wieder etwas, die Fernsprechhaus-Linie bleibt aber immer noch hinten mit 48,5 % gegen 55,4 %; ungefähr so ist das Verhältnis von hier und bis an die Niedrigwasserlinie.

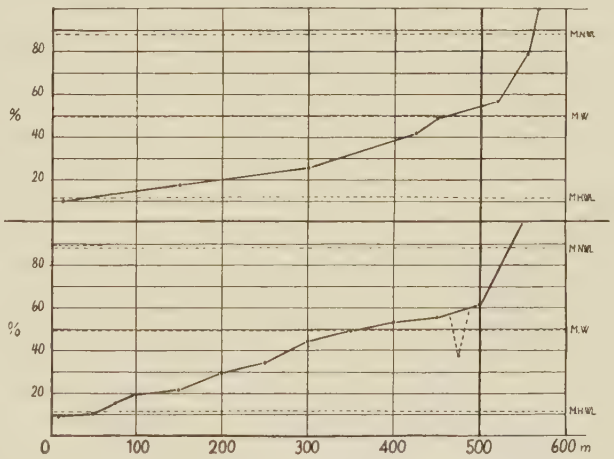


Abb. 5—6. Die Wasserbedeckungszeit der einzelnen Koten auf einem Querschnitt der Fernsprechhaus-Linie (5, oben) und der Buhnen-Linie (6, unten) im Jahre 1933, in Prozent angegeben. Übrigen Signaturen wir in Abb. 3.

Dies gibt einen Eindruck von dem deutlichen Unterschied zwischen gewissen Zonen der beiden Linien, ein Unterschied, dessen biologische Bedeutung später erwähnt werden soll (S. 97). Von den Muschelbänken auf der Buhnen-Linie sei bemerkt, dass ihre Oberfläche an den meisten Stellen ein Wasserbedeckungsprozent hat, das zwischen 30 und 40 schwankt.

Eine Zoneeinteilung der Probelinien im Hinblick auf die langwierigen Trockenlegungsperioden wird ein entsprechendes Verhältnis zwischen den beiden Linien zeigen. Im inneren Teil des Watts innerhalb der Kote +30, was auf der Buhnen-Linie 185 m vom Nullpunkt, auf der Fernsprechhaus-Linie 320 m vom Nullpunkt entspricht, wurden im Jahre 1933 Trockenlagen registriert, die sich über

ca. 5—25 nacheinander folgende Hochwasser erstrecken und Perioden von ca. 72—312 Stunden entsprechen; der Gipfelpunkt wurde doch zwischen den Koten +50 und +60 erreicht, eine Strecke, die der Entfernung von 0 bis 60 m v. 0′ auf den beiden Linien gleichkommt, wo sogar Trockenlagen registriert wurden, die von 30 aufeinander folgenden Hochwassern (ca. 372 Stunden) nicht berührt wurden.

Ausserhalb der Kote +30 sind Trockenlagen von mehr als 2—3 aufeinander folgenden Hochwassern äusserst selten, aber erst Stationen 510 m vom Nullpunkt der Buhnen-Linie und 545 m vom Nullpunkt der Fernsprechhaus-Linie sind im Jahre 1933 von jedem Hochwasser überflutet worden.

Das Überspringen eines einzelnen Hochwassers hat wohl an sich keine wesentliche biologische Bedeutung, es ist aber beachtenswert, dass die Anzahl derselben von der Kote +20 bis zur Kote +50 gleichmässig zunimmt (bis auf 64 des Jahres), um dann nach einem jähen Fall wieder ziemlich schnell abzunehmen.

Indirekt hat die Gezeitenbewegung Bedeutung durch ihren Einfluss auf eine ganze Reihe von den sonst behandelten Faktoren (Nahruzngsufuhr, Temperaturverhältnissen u. a.).

Der Grundwasserstand des Watts während der Trockenlage.

Methodik: Wie bei E. Thamdrup (1935).

Bei Wattenuntersuchungen war der Grundwasserstand im Wattenboden bisher recht unbeachtet, obschon er von wesentlicher Bedeutung für die Verbreitung verschiedener Tierarten scheint.

Auf Skalling hat sich Gelegenheit geboten, eine Reihe Beobachtungen zu machen, die mit Beobachtungen von anderen Örtlichkeiten ergänzt, interessante Ergebnisse aufzuweisen scheinen. Durch sorgfältige Messungen auf der Buhnen- und Fernsprechhaus-Linie sind die Prinzipien für die Bewegungen des Wattengrundwassers von E. Thamdrup klargelegt worden (1935).

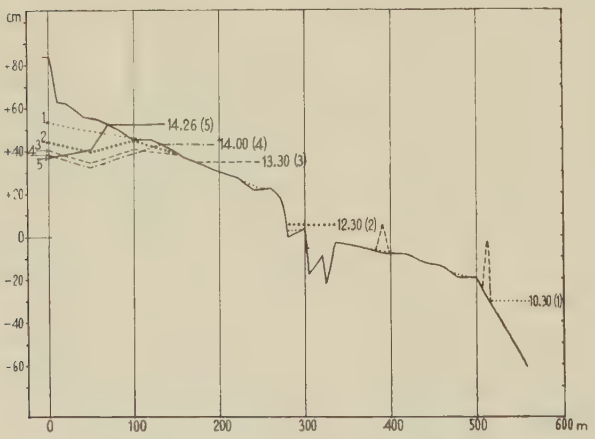


Abb. 7. Die Buhnen-Linie. Angaben des Grundwasserstandes und der Lage des freien Meerwassers zu verschiedener Zeit (niedrigstes Wasser 10^{30} Uhr, höchstes Wasser 16^{42} Uhr) zur Darlegung des Austrocknens des Bodens in den obersten Teilen der Buhnen-Linie. 0 = Nullpunkt des Pegels. Einteilung links: 10 cm.

Im inneren, steileren Teil der Buhnen-Linie sinkt das Grundwasser während der Trockenlage, und zwar so, das der tiefste Grundwasserstand einige Minuten vor dem Eintreten der neuen Flutwelle auf der betreffenden Station erreicht wird. Die Schwankungen (von der Oberfläche ab gerechnet) werden in Übereinstimmung mit dem hier Gesagten in dem am längsten trockenliegenden, oberen Teil des Watts am grössten sein. Diese Grundwasserschwankungen findet man doch normalerweise nur zwischen der Marschkante und ca. 125—150 m vom Nullpunkt, weiter nach aussen wird das Grundwasser auch bei ziemlich langwierigen Ebben bis an die Oberfläche gehen. Über eine nähere Darlegung dieser Verhältnisse wird doch auf die speziellere Bearbeitung hingewiesen (E. Thamdrup, 1935).

Aus dem hier mitgenommenen Beispiel (Abb. 7) wird man ersehen, dass der Grundwasserstand in wenigen Stunden normalerweise zu einer Tiefe unter die Oberfläche sinkt, die bei der 10 m-Station 23—25 cm, bei der 50-Station 20—22 cm, 200 m v. 0′ 5—6 cm und 150 m v. 0′ 1—2 cm beträgt. Treffen noch stärkere Ebben als die normalen ein, wurde auf der Buhnen-Linie beobachtet, wie das Grundwasser 2—3 Tage hindurch so weit wie bis 100 m v. 0′ in einer Tiefe von 30—40 cm gestanden hat. Weiter nach aussen lag der Spiegel 20 cm unter der Oberfläche (150—200 m v. 0′), und erst 250 m v. 0′ erreichte er die Oberfläche.

Die biologische Bedeutung dieser Umstände tritt beim Vergleich mit der Fernsprechhaus-Linie, deren Grundwasserverhältnisse mutmasslich wegen der schlechten Abflussmöglichkeiten ganz anders aussehen, um so stärker hervor. Auf dieser Linie steht das Grundwasser während der ganzen Ebbe in so gut wie der ganzen Ausdehnung des Watts bis an die Oberfläche, sodass, von den vorerwähnten Bänken abgesehen, ein zusammenhangendes Netz von Wassertümpeln gebildet wird. Ein Fall im Grundwasserstand lässt sich nachweisen, er ist aber im Gegensatz zum oberen Teil der Buhnen-Linie ganz gering. Selbst bei den obenerwähnten sehr starken Ebben sinkt der Grundwasserstand 15 m v. 0′ nur bis zu ca. 5 cm unter die Oberfläche.

Wattentypen wie die äusseren Teile der Buhnen-Linie und die grössten Teile der Fernsprechhaus-Linie können der Kürze wegen »Tümpelwatten« bezeichnet werden, während die Wattstrecken, deren Oberflächenschichten während der Trockenlage austrocknen (wie der obere Teil der Buhnen-Linie), als »Austrocknungswatten« benannt werden können.

Unter den vom Grundwasserstand zuvörderst beeinflussten physikalischen Faktoren, seien hier der Feuchtigkeitsgrad und die Temperaturverhältnisse des Bodens genannt.

Der Feuchtigkeitsgrad des Wattenbodens während der Trockenlage.

Dieser Faktor, der hauptsächlich von der Bodenbeschaffenheit und dem Grundwasserstand abhängt, lässt sich, trotzdem er anscheinend so einfach ist, sehr schwer so genau und auf eine solche Weise bestimmen, dass man für seine Bedeutung und Wirkungsart einen wirklichen Ausdruck gewinnt.

Bei einer derartigen Untersuchung muss es nämlich eine Forderung sein, dass die natürlichen Ablagerungsverhältnisse und die Zusammensetzung des Bodens sich in den genommenen Proben nicht ändern. Bei Probenentnahmen sind aber eine gewisse Kompression und daraus folgende Verschiebung von dem Verhältnis zwischen Wasser und etwa vorhandener Luft kaum zu vermeiden, und da die Fehler bei den Versuchen innerhalb sehr enger Grenzen gehalten werden müssen, um ein zuverlässiges Bild der verhältnismässig kleinen Änderungen von biologischer Bedeutung abgeben zu können, muss es erkannt werden, dass die vom Verfasser bisher auf Skalling vorgenommenen Untersuchungen und Messungen mit den vorhandenen Mitteln nicht haben ausreichen können.

Aus den Untersuchungen ist doch so viel klar geworden, dass das Verhältnis zwischen freiem Wasser und freier Luft im Wattenboden für die Viscosität des Bodenmaterials und damit für das Vorkommen gewisser Tierarten von durchgreifender Bedeutung ist (vgl. *Arenicola*, S. 56).

Aus dem Abschnitt über den Grundwasserstand im Wattenboden während der Trockenlage wird hervorgehen, dass nur gewisse, bestimmte Bezirke der Probelinien einer Luftfüllung ausgesetzt sein werden. Am stärksten hervortretend ist dies ca. 10—25 m vom Nullpunkt

der Buhnen-Linie und an anderen Örtlichkeiten ähnlicher Art beobachtet worden. Ferner ist es beachtenswert, dass während niedrige, auf ziemlich tiefliegenden Koten befindliche Bänke (siehe Abb. 107) von den dazwischenliegenden Niederungen in Feuchtigkeitsgrad nicht besonders abweichen, wird ein geringer Höhenunterschied (ca. 2 –5 cm) zwischen Bank und Niederung im oberen Teil des Wattes heissen, dass die Bänke hier ziemlich schnell ihre Oberflächenfeuchtigkeit verlieren, während die dazwischenliegenden Teile die ihrige noch in Behalt haben (Abb. 109).

Diese biologisch wichtigen Verhältnisse stehen gewiss mit den vorerwähnten Bewegungen des Grundwassers in enger Verbindung; eine eingehendere Auseinandersetzung dieses Zusammenhangs kann aber augenblicklich u. a. wegen der obengenannten technischen Schwierigkeiten nicht gegeben werden.

Der Sauerstoff- und Schwefelwasserstoffgehalt des Bodens.

Methodik: Bei den Untersuchungen über den Gehalt des Bodens an Sauerstoff und Schwefelwasserstoff wurden Wasserproben von ca. 10—20 ccm benutzt; sie werden folgendermassen genommen: In den zylindrischen Gummistöpsel einer Probeflasche werden zwei Röhren gesteckt; die Zuleitungsröhre reicht ungefähr bis auf den Boden der Flasche, während die Mündung der Ableitungsröhre und die Unterseite des Stöpsels in einer Ebene liegen. Beide Röhren sind mit einem kurzen Gummischlauch nebst dazugehörigen Klemmhähnen versehen, und an die Zuleitungsröhre wird bei der Probeentnahme eine Zelluloidröhre von passender Länge gesteckt, während die Ableitungsröhre mit einer Flasche von ca. 100 ccm verbunden wird, in der mittels eines Gummiballons ein passendes Vakuum hervorgebracht wird. Bei der eigentlichen Herausnahme der Probe wird in den Wattenboden ein grösseres oder kleineres Loch gebohrt, dass das Grundwasser zum Vorschein kommt; darauf wird die verlängerte Einsaugeröhre so tief wie möglich ins Grundwasser hinuntergesteckt, und ca. dreimal so viel Wasser, wie die Probeflasche fasst, eingesaugt, wonach man die Klemmhähne zumacht und die Probeflasche von Hilfsgeräten befreit. Indem man nun den einen Hahn öffnet, kann das Wasser in der Probeflasche durch passende Pipetten mit den bei der vorliegenden Untersuchung erforderlichen Reagenzien versetzt werden.

Anfangs wurde bei der Sauerstoffanalyse die unmodifizierte Winkler-Methode benutzt (die Proben $^{25}/_{10}$, 1933 und $^{10}/_{8}$, 1934), später wurde die Winkler-Methode durch die Alsterberg'sche Brombehandlung ergänzt (Alsterberg 1926, die Proben d. 8. und 18. Nov. 1934). Endlich ist im Frühling 1934 eine Analyse des Wattengrundwassers mittels des Krogh'schen Mikroluftanalyseapparats (Krogh, 1908) versucht worden, bei welcher eine kleine Stickstoffblase, die sich in einer 20 cm-Recordspritze mit der Luft der betreffenden Wasserprobe in Gleichgewicht eingestellt hat, analysiert wird.

Die Bestimmungen von dem freien Schwefelwasserstoff des Wattengrundwassers wurden teils durch eine einfache jodometrische Messung unternommen (die Proben $^{25}/_{10}$ 1933, $^{10}/_{8}$ sowie $^{8}/_{11}$ 1934), teils dadurch, dass der Gehalt an Schwefelwasserstoff in einer bestimmten Probe mit Wasserstoff ausgetrieben und dann in eine bekannte Jodlösung absorbiert, die darauf titriert worden ist; diese Methode ist doch sehr beschwerlich und zeitraubend. Die Sauerstoff- und Schwefelwasserstoffanalysen sind immer an zusammengehörigen Proben ausgeführt worden.

Wie aus der oben beschriebenen Methodik ersichtlich, ist es versucht worden, die verschiedenen Schwierigkeiten bei den Bestimmungen, besonders den Gehalt an Unreinigkeiten

und organischem Stoff, so weit wie möglich zu bekämpfen; die Sauerstoffbestimmungen nach der KROGH'schen und ALSTERBERG'schen Methode werden wohl den genauen Werten ziemlich nahekommen, während den sonstigen Sauerstoffbestimmungen und wohl allen Schwefelwasserstoffbestimmungen gewisse, methodische Fehler anhaften, sodass die Werte nur die relativen Verhältnisse ausdrücken, und den absoluten Mengen nicht genau entsprechen können. Da es aber hier vor allen Dingen von Belang ist, die einzelnen Wattenzonen im Verhältnis zueinander zu beleuchten, sind alle Werte in den nachstehenden Betrachtungen mitgenommen worden.

Auf Wattstrecken wird man, schon bei einer Beobachtung der Farbe des Bodenmaterials sich in grossen Zügen ein Bild von dem Gehalt des Bodens an Sauerstoff und Schwefelwasserstoff machen können.

An Stellen, wo das Bodenmaterial eine hell grauliche oder braunliche Farbe hat, gewöhnlich nur im Kies und Sand, wird man die grössten Sauerstoffmengen im Grundwasser finden; die Sauerstoffsättigung ist doch selbst unter diesen günstigen Umständen bei weitem nicht vollständig. Auf den meisten Wattstrecken wird das Bodenmaterial aber in einer dickeren oder dünneren Schicht schwarzgefärbt sein. Die Farbe rührt von gewissen Schwefeleisenverbindungen her, die bei der Destruktion organischen Stoffes entstehen. Ist der Boden bis zu einer Tiefe von ca. 20—30 cm schwarzgefärbt, wird der Gehalt an Sauerstoff ganz gering oder sogar Null sein; die Oberflächenschichten des Bodens (bis zu einer Tiefe von 0,5—2 cm) sind doch auch in solchen Watten so stark oxydiert, dass das schwarze Schwefeleisen durch graulichbraune Eisenoxydverbindungen ersetzt ist. Ebenso werden auch gewisse dauerhaftere Wurmröhren oder ähnliches eine braunlichrote Wandschicht gegen den schwarzen Boden zeigen können.

Während man also in dunkelfärbigem Boden sehr selten oder nur in geringer Menge freien Sauerstoff im Grundwasser findet, ist es doch damit nicht gegeben, dass man dann immer freien Schwefelwasserstoff trifft; gewöhnlich wird es aber doch der Fall sein.

In der Regel erwartet man nicht, freien Sauerstoff und Schwefelwasserstoff beieinander zu finden; auf den Watten von Skalling zeigen doch die besten Messungen ein solches gleichzeitiges Vorkommen der beiden Luftarten im Grundwasser bei Ebbe (siehe die Tabelle 5 u. 6 v. $^{16}/_{3}$ und $^{8}/_{11}$ 1934), und Bruce (1928, S. 562) gibt ähnliche Beobachtungen von einer Örtlichkeit in England an. Andererseits gibt es auch Forscher, die das gleichzeitige Vorhandensein von freiem Sauerstoff und Schwefelwasserstoff unter solchen Bedingungen leugnen (u. a. BORDEN 1931, S. 734). Es lässt sich aber denken, dass bei der Trockenlage etwas sauerstoffhaltiges Oberflächenwasser in die Bodenschichten eingesaugt wird, sodass in mehreren Fällen das Vorhandensein des Sauerstoffs im Grundwasser sich dadurch erklären lässt.

Inwieweit das Vorkommen der beiden Luftarten im Wattenboden im Laufe des Jahres wesentlichen Schwankungen unterworfen ist, lässt sich auf Grund des vorliegenden Materials nicht entscheiden.

Der Sauerstoffgehalt des Wattengrundwassers verhält sich auf der Buhnen-Linie so (siehe Tabelle 5), dass das Maximum bei ca. 50 m v. 0′ liegt (ca. 2 mg/L), worauf die Menge nach aussen hin etwas abnimmt, indem sie ausserhalb 100 m v. 0′ etwa 1—1,5 mg/L (10—15 % der Sättigung) beträgt. Infolge der nach den KROGH'schen und ALSTERBERG'schen Methoden vorgenommenen Analysen scheint der Sauerstoffgehalt hier nicht sehr viel zu variieren.

Der Gehalt an Schwefelwasserstoff (Tabelle 6), der bei 50 m v. 0′ gewöhnlich 0 ist, nimmt nach aussen hin schneller oder langsamer zu und erreicht sein Maximum mit ca. 4 mg

Tabelle 5.
Sauerstoffgehalt auf der Buhnen-Linie.

Station m. v. 0′	25–27/10 1933		16/3 1934		10/8 1934		8/11 1934	
	mg/L	Sättig. %	mg/L	Sättig. %	mg/L	Sättig. %	mg/L	Sättig. %
50 ...	0,48	5,1	1,99	19,6	1,76	21,9	2,72	28,1
100 ...	0,75	8,0	1,82	17,8	0,71	9,9	1,44	14,9
200 ...	0,22	2,3	1,76	17,2	0	0	1,20	14,9
300 ...	0	0	1,42	13,8	0	0	0,76	7,9
400 ...	0	0	1,12	10,9	0	0	1,12	11,5
500 ...	0	0	1,57	15,4	0	0	0,49	5,1

Tabelle 6.
Schwefelwasserstoffgehalt auf der Buhnen-Linie.

Station m. v. 0′	25/10 1933 mg/L	16/3 1934 mg/L	10/8 1934 mg/L	8/11 1934 mg/L
50 ...	0	0	0	0,17
100 ...	0,68	2,10	0,41	0
200 ...	0,68	2,48	2,12	0,78
300 ...	0,68	3,31	4,87	0,49
400 ...	6,13	3,31	5,00	0,95
500 ...	2,04	4,54	..	3,98

pro L. zwischen 300—400 m vom Nullpunkt. Dieser Verteilung gemäss ist das Watt 50 m v. 0′ sozusagen ohne schwarzen Sand; bei 100 m findet sich eine ca. 5—10 cm dicke, grauschwarze Schicht, welche ca. 300 m v. 0′ zu einer Dicke von ca. 20—25 cm gewachsen ist und dabei eine dunklere Farbe angenommen hat; von hier und nach aussen hin ist die schwarze Schicht bis zu 30 cm tief. Die eigentliche Oberfläche ist noch bis zu einer Tiefe von 1 cm überall oxydiert und von braunlichgrauer Farbe.

Tabelle 7.
Sauerstoffgehalt auf der Fernsprechhaus-Linie.

Station m. v. 0′	18/11 1934	
	mg/L	Sättig %
15.....	1,03	14,8
150.....	2,94	42,3
300.....	1,88	27,0
450.....	1,86	26,8
500.....	2,39	34,4

Von der Fernsprechhaus-Linie liegen nur Messungen vom Herbst 1934 vor. Der Sauerstoffgehalt ist verhältnismässig gross, ca. 2 mg pro L., und ohne grössere Abweichungen von Ort zu Ort (Tabelle 7). Die Menge von Schwefelwasserstoff ist mit Ausnahme von einer einzelnen Station so gering, dass sie an der Grenze des mit Sicherheit Messbaren liegt. Der Wattenboden ist ziemlich hell, ungefähr wie bei 150—200 m vom Nullpunkt der Buhnen-Linie.

pH im Wattengrundwasser.

Methodik: pH wurde auf kolorimetrischem Wege unter Verwendung von Phenolrot (pH 6,8—8,4) und Thymolblau (pH 8,0—9,6) als Indikatoren bestimmt; die Intervalle zwischen den Standardlösungen sind ziemlich gross (0,4), sodass die Bestimmung recht grob wird. Zur Orientierung im vorliegenden Falle scheint sie doch hinlänglich. Bei den Berechnungen ist den Salzfehlern Rechnung getragen worden (Phenolrot: ÷0,15, Thymolblau: ÷0,17 bei ca. 30 ‰ Salz).

Sowohl was die Buhnen-Linie als auch die Fernsprechhaus-Linie betrifft, liegt pH des Grundwassers bei etwa 8,0 mit Schwankungen von 7,7—8,4 (vergl. Tabelle 8 und 9). Hart (1930) gibt von Corophiumwatten in England pH auf 7,7—8,3 an; Pierrie, Bruce & Moore (1932) haben in Sandbänken bei Port Erin (England) Werte von etwa 7,6—8,25 nachgewiesen, und Brady (1932) hat in schwarzem Sande an Örtlichkeiten ähnlichen Charakters

Tabelle 8. pH im Grundwasser der Buhnen-Linie.

Station m. v. 0′	$^{27}/_{11}$ 1933	$^{16}/_{3}$ 1934	$^{10}/_{8}$ 1934	$^{8}/_{11}$ 1934
50	7,7	..	7,7	8,2
100	7,8	..	7,8	8,2
200	8,0	..	8,1	8,2
300	8,0	..	8,2	8,3
350	7,9	..	..	..
400	7,9	8,2	8,2	8,4
450	7,9	..	..	..
500	7,9	7,8	..	8,3
400*)	8,1	..	..	..
350**).....	8,2	..	..	..

*) Von Wattentümpel. **) Wasser von der Mündung eines Priels.

Tabelle 9. pH im Grundwasser der Fernsprechhaus-Linie.

Station m. v. 0′	$^{13}/_{7}$ 1933	$^{18}/_{11}$ 1934
15.....	..	8,0
150.....	..	8,0
300.....	..	8,1
450.....	..	8,1
500.....	..	8,3
520.....	8,2	..

wie die Buhnen-Linie 7,7—8,0 gemessen. Diese Ziffern scheinen die Observationen von Skalling zu bekräftigen und zeigen ausserdem, wie relativ kleinen Schwankungen die Konzentration von Wasserstoffionen an solchen Stellen offenbar ausgesetzt ist. Es ist dies gewiss grösstenteils auf die grossen Kalkmengen zurückzuführen, die als Schalen u. dergl. im Boden vorhanden sind (vgl. Bruce 1928, S. 555).

Salzgehalt auf dem Watt.

Methodik: Das Salzprozent wurde in grösseren Wasserproben (von Prielwasser und Oberflächentümpeln od. ähnl.) durch ein Universalaraeometer (für spezifische Gewichte von 1,000—1,031) bestimmt, während das Salzprozent in kleineren Proben, 2—10 ccm (vom Grundwasser od. ähnl.), durch Titrierung nach der von Drechsel modifizierten Volhard'schen Methode (Treadwell, 1917) festgestellt worden ist.

Die Schwankungen der Salzprozente, denen die Wattenfauna ausgesetzt werden kann, rühren in der Hauptsache von folgenden Ursachen her:

1. Verschiebungen in den Wassermengen im Laufe der Wasserbedeckung.
2. Einwirkung während der Trockenlage durch das vom Lande ausströmende Wasser.
3. Änderungen an dem während der Trockenlage auf dem Watt zurückstehenden Wasser.

1. Das Salzprozent des während einer Flutperiode über eine Wattstrecke passierenden Wassers wird in der Regel schwanken, und das Prozent wird dadurch bestimmt, ob das Wasser vorwiegend von dem lokalen Buchtwasser oder dem vom Graatief einströmenden Meerwasser herrührt. Bei den Skallingwatten sind z. B. am 1.—2. August 1934 gegenüber Langli Messungen vorgenommen worden, die bei ausströmendem Wasser fallenden, bei einströmendem steigenden Salzgehalt zeigen. Die Schwankungen liegen zwischen ca. 31 und 33 $^{0}/_{00}$ (der gleichzeitige Salzgehalt bei Vyl Feuerschiff westlich von Skalling war 33,6 $^{0}/_{00}$). Diese Beispiele zeigen einen

geringeren Salzgehalt im Buchtwasser als im Meerwasser; bei besonders günstigen Verdampfungsverhältnissen über den seichten, warmen Watten ist, aber die Annahme berechtigt, dass der Salzgehalt im Buchtwasser höhere Werte aufweisen kann, wie auch starke Regenperioden sich wohl durch noch niedrigere Salzprozente auswirken werden (vgl. Beobachtungen von List: z. B. Kändler 1928, S. 8).

2. Grössere Ausströmungen vom Süsswasser finden gewöhnlich auf den untersuchten Skallingwatten nicht statt, indem der Austausch von dem Süsswasser der Halbinsel und dem Salzwasser des Bodens auf einer dicht am Fusse des Dünengeländes gehenden Linie erfolgt (siehe Näheres hierüber bei E. Thamdrup, 1935). Das ausströmende Prielwasser wird deshalb die Wattenfauna keinen stärkeren Salzschwankungen als zwischen 25—30 ‰ aussetzen.

3. Bei Ebbe sind die Watten einer Verdampfung ausgesetzt, die mit der Temperatur, der Wassersättigung der Luft und mit der Windstärke wechselt.

Bruce (1928, S. 547) führt infolge Messungen an, dass die Verdampfung von einer mit Wasser gesättigten Sandfläche mit einer Geschwindigkeit erfolgt, die von der einer entsprechenden Fläche Meerwasser nicht besonders abweicht. Eine derartige Verdampfung wird naturgemäss den Salzgehalt des oberen Grundwassers beeinflussen, und auf Skalling wurde nachgewiesen, wie dieser sich während einer Trockenlegungsperiode merkbar ändern kann (vgl. E. Thamdrup, 1935). Durch starke Regengüsse in der Ebbezeit kann wiederum der Salzgehalt des Wattenbodens in den oberen Schichten erniedrigt werden, eine solche Einwirkung wird aber selten tiefgehend sein (vgl. Reid 1930 und 1932).

Die grössten Schwankungen, die auf einer bestimmten Station der Skallingwatten während einer Trockenlage im Grundwasser beobachtet worden sind, betragen 5 ‰ im Laufe von $4^1/_2$—6 Stunden; gewöhnlich übersteigen sie aber nicht ca. 1 ‰. Die absoluten Ziffern liegen von 25 bis 34,5 ‰. Es ist deshalb nicht anzunehmen, dass der Salzgehalt allein den Skallingwatten das aestuarine Gepräge gegeben hat.

Die Temperaturverhältnisse des Watts.

Methodik: Bei den meisten Messungen wurde ein gewöhnliches Quecksilber-Thermometer mit Einteilung $^1/_5{}^\circ$ verwendet; ausserdem wurden auf einer festen Station auf der Buhnen-Linie (ca. 225 m vom Nullpunkt) drei Erdthermometer benutzt, deren Messtiefen 5, 10 bzw. 20 cm waren. Unter Temperatur der Wattoberfläche versteht sich hier diejenige Temperatur, die ein schräg in die obere Bodenschicht (bis zu einer Tiefe von ca. 1 cm) eingestecktes Thermometer zeigt.

Infolge des Umstandes, dass die Watten bald als Meeresboden bald als festes Land auftreten, ist es überaus schwierig, die verschiedenen Faktoren, welche die Temperaturverhältnisse der Watten beeinflussen, auseinanderzusetzen. Observationen an solchen Örtlichkeiten sind denn auch nur spärlich (Bruce, 1928 und einzelne andere) wie Temperaturmessungen vom eigentlichen Meeresboden überhaupt (z. B. Petersen, 1893). Aus den von Skalling vorliegenden Observationen, die, so oft es die Verhältnisse erlaubten, zu verschiedenen Jahreszeiten erfolgt sind, lassen sich keine endgültigen Ergebnisse entnehmen, weshalb die Erwähnung hier sich auf eine durch Beispiele beleuchtete Betrachtung der vorliegenden Möglichkeiten beschränken soll.

In grossen Zügen scheint die Temperatur der noch feuchten Wattenoberfläche zwischen

der Temperatur des Flutwassers und der der Luft (während der Wasserbedeckung bzw. der Trockenlage) zu schwanken, ausserdem wird sie aber durch Verdampfung und Ausstrahlung vom Boden in negativer Richtung, durch die Wärmestrahlung der Sonne in positiver Richtung beeinflusst. Die Wärmeausstrahlung wird doch hier nicht näher behandelt werden.

Will man sich von den Schwankungen, denen die Wattoberfläche im Laufe des Jahres durch die Einwirkungen der Luft und des Flutwassers ausgesetzt sein kann, ein Bild machen, kann man von der Wetterwarte der Dänischen meteorologischen Station bei Nordby auf Fanö die erforderlichen Durchschnittswerte für die Lufttemperaturen erhalten, welche sich recht genau mit denen von Skalling decken. Mit Bezug auf Messungen von den Temperaturen des in der Ho-Bucht einlaufenden Meerwassers befindet sich die bisher nächstliegende ständige Wetterwarte auf dem Vyler Feuerschiff ca. 45 km westlich vom Graatief vor der Graatief Barre. Vergleicht man aber trotz der Entfernung die besagten Lufttemperaturen mit den durchschnittlichen Temperaturen des Oberflächenwassers bei Vyl, bekommt man das von anderen ähnlichen Stationen (Bruce, 1928) bekannte Verhältnis heraus, dass die Lufttemperatur vom März-April bis zum August höher als die Wassertemperatur liegt, während im übrigen Jahr das Gegenteil der Fall ist. Vergleicht man diese Temperaturen mit den im Graatief und Hobo Tief observierten Flutwassertemperaturen, wird man finden, dass diese letzteren im Sommer zwischen den erwähnten Luft- und Meerwassertemperaturen, am häufigsten aber der Lufttemperatur sehr nahe liegen. Dasselbe Verhältnis ist auch im Herbst und Winter beobachtet worden; es sei aber bemerkt, dass zu eigentlichen Frostzeiten keine Beobachtungen angestellt worden sind.

Wo sich aber keine starken Frostperioden geltend machen, müssen die Schwankungen, denen das Watt im Laufe einer Tide durch die abwechselnde Einwirkung der Luft bzw. des Flutwassers unterworfen ist, also ganz klein sein. Fallen anhaltende, strenge Frostperioden ein, wird das Watt, den heute darüber vorliegenden Berichten nach, bei eintretenden Ebben einer Abkühlung ausgesetzt, die das Zufrieren der Oberflächenschichten des Bodens bewirken kann, wodurch die normale Zufuhr von Flutwasser den Tieren gesperrt wird. Wie an anderer Stelle erwähnt, kann dieses Verhältnis sich katastrophal auswirken (S. 50 und 71). Da die Winter seit dem Anfang vorliegender Untersuchung im Jahre 1931 sehr milde waren, hat sich aber keine Gelegenheit geboten, diesem Faktor auf Skalling näher auf den Grund zu gehen. Eine indirekte Folge der Kälteeinwirkung auf das Watt ist das starke Aufwühlen des Bodens durch das vom Wind und Strom als Schollen und Stücke über diesen gepresste Eis.

Die Wirkung der zwei Faktoren, Verdampfung und Wärmestrahlung der Sonne, lässt sich in den meisten Fällen nicht leicht messen, man darf aber mit Grund annehmen, dass wenn man während der Ebbe auf einer Wattstrecke wie der Buhnen-Linie eine verhältnismässig geringe Temperaturerhöhung im Boden der feuchten Wattflächen beobachtet, während man in den höher gelegenen Teilen mit ziemlich trockener Oberfläche erheblich über der herrschenden Lufttemperatur liegende Temperaturen messen kann, so ist die relative Depression in den ersteren Bezirken darauf zurückzuführen, dass die vorherrschende Verdampfung der Wärmeabsorption entgegenwirkt, wogegen die Gebiete mit ziemlich trockener Oberfläche wegen der geringeren Verdampfung eine verhältnismässig grössere Temperaturerhöhung erfahren.

Eine Jahresübersicht über die Temperatur der Wattoberfläche wird infolge des Obenerwähnten erheblich grössere Schwankungen als die des Meerwassers zeigen; die maximalen Temperaturen treffen auch etwas früher als in der offenen Nordsee ein, was auch für die Winterminima der Fall ist.

Bezüglich der täglichen Temperaturschwankungen zu den verschiedenen Jahreszeiten war es, wie oben gesagt, nicht möglich in Frostperioden Beobachtungen anzustellen; von den Frühlingsmonaten liegen aber Observationen von der Periode vor, in der die Sonnenwärme mitten am Tage während der Ebbe mit grosser Kraft einsetzt, Luft und Meer noch ziemlich kalt sind, und der Nachtfrost noch andauert.

Von der Buhnen-Linie seien beispielsweise Messungen vom 1. Mai 1935 genannt; in der vorhergehenden Nacht fror es ca. 2°, und die trockenen Watten waren dieser verhältnismässig niedrigen Temperatur ausgesetzt. Am Mittag, 13^{25} Uhr, während der Ebbe, zeigten die Stationen 10—75 m v. 0′ dagegen Oberflächentemperaturen von +19—20° (in einer Tiefe von 5 cm ca. 16—17°), und 100—200 m v. 0′ ca. +17° (in einer Tiefe von 5 cm ca. 15°), während die Luft gleichzeitig +7°, und das Flutwasser etwas Ähnliches war.

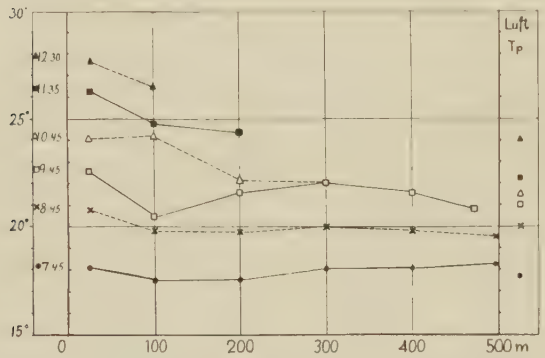


Abb. 8. Temperaturverhältnisse in der Wattoberfläche auf den verschiedenen trockenliegenden Stationen der Buhnen-Linie, am 7. Juli 1934. Zeitangaben der Observationen links (Niedrigwasser um ca. 7 Uhr). Rechts sind die gleichzeitigen Lufttemperaturen durch entsprechende Signaturen bezeichnet.

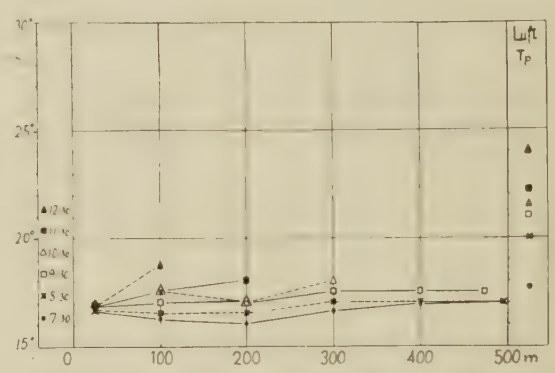


Abb. 9. Die Temperaturverhältnisse des Grundwassers auf der Buhnen-Linie am 7. Juli 1933. Zeitangaben und Temperaturen wie auf der Abb. 8.

Von den Sommer- und Herbstmonaten liegen ausführlichere Observationen vor, die beständigere Verhältnisse zeigen, wenn die Schwankungen auch gross genug sein können. Wie an anderer Stelle berührt (S. 67, 105) können die Temperaturverhältnisse des Watts für die Verbreitung gewisser Tierarten von Bedeutung sein, und u. a. aus diesem Grunde sollen noch ein paar Beispiele von Temperaturschwankungen auf der Buhnen-Linie hinzugefügt werden.

Die Beispiele (Abb. 8—11) zeigen die Verhältnisse an hellen Tagen bei ruhigen Windverhältnissen und ungefähr dem gleichen Grad von Wassersättigung der Luft.

Es wird im Beispiel vom Sommer (Abb. 8 vom $^{7}/_{7}$ 1934) augenfällig sein, dass die Oberfläche in den äusseren Teilen der Buhnen-Linie (ausserhalb ca. 200 m vom Nullpunkt) ihre Temperaturen nur langsam steigert, während die inneren, sobald die Oberfläche nach einiger Zeit einigermassen trocken geworden ist, verhältnismässig schnell zunehmende Temperaturen zeigen (das Maximum des Beispiels beträgt ca. 28°, man muss aber erwarten, noch höhere Ziffern finden zu können). Dass dem erwähnten Verhältnis nicht die verschiedene Trockenlegungszeit der Wattenteile, sondern eher der verschiedene Feuchtigkeitsgrad des Bodens zugrunde liegt, darauf scheint der ganze Verlauf der unterste Kurve (Abb. 8) zu deuten, indem alle Wattenteile hier sozusagen dieselbe Temperatur zeigen, selbst wenn das Trockenliegen der Stationen höchst verschieden ist.

Gleichzeitig mit den Oberflächentemperaturen ist auch der Wärmegrad des Grundwassers

gemessen worden, und wie es zu erwarten war, ist dieser nicht so variabel. Die Schwankungen treffen etwas später ein und erreichen bei weitem nicht die Werte, denen die Oberfläche unterzogen ist (Abb. 9).

Durch eine Reihe Beobachtungen mit Erdthermometern scheint es festgestellt, dass die Temperaturänderung von der Oberfläche nach unten erst bei einer Tiefe von ca. 5—10 cm stark einsetzt.

Das Beispiel vom Herbst (Abb. 10—11, vom $^{16}/_{11}$ 1934) ist nicht so lückenlos; es zeigt doch weit geringere Schwankungen, sodass die Temperatur der Oberfläche und die des Grundwassers fast parallel verlaufen. Die Temperaturverhältnisse der verschiedenen Wattenzonen weichen auch nicht viel von einander ab, was wohl zum Teil dadurch zu erklären ist, dass die Wärmestrahlung der Sonne per Flächeneinheit des Bodens zu dieser Jahreszeit erheblich nachgelassen hat.

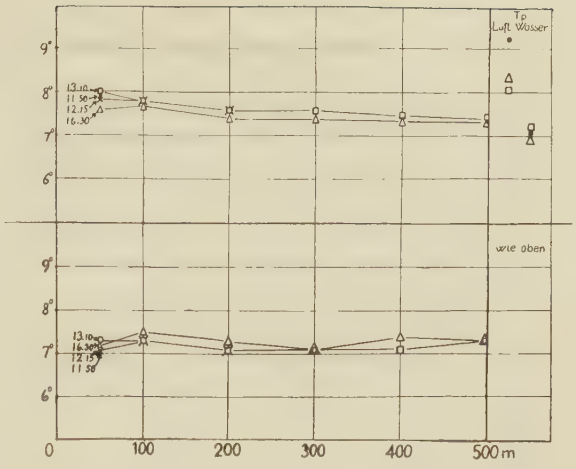


Abb. 10 (oben). Temperaturschwankungen in der Wattoberfläche auf verschiedenen trockenliegenden Stationen der Buhnen-Linie am 16. Nov. 1934. Rechts sind die gleichzeitigen Lufttemperaturen und die Wassertemperaturen in der Ho-Bucht durch entsprechende Signaturen bezeichnet.

Abb. 11 (unten). Temperaturschwankungen im Wattengrundwasser der auf der Abb. 10 bezeichneten Stationen der Buhnen-Linie am 16. Nov. 1934. Luft- und Wassertemperaturen wie Abb. 10.

Mit Bezug auf Temperaturverhältnisse gewährt die Fernsprechhaus-Linie in ihrer ganzen Ausdehnung in allem Wesentlichen ein ähnliches Bild wie die äusseren Teile der Buhnen-Linie, was mit den herrschenden Grundwasserverhältnissen in gutem Einklang ist.

Die Nahrungsstoffe des Watts.

Wenn auch die Nahrungsstoffe nicht direkt als ein physikalisch-chemischer Faktor betrachtet werden können, ist es doch natürlich, sie hier den übrigen Faktoren anzuschliessen.

Wie die nachstehend behandelten Bonitierungen zeigen werden, ist das Tierleben auf den Watten auf Skalling in bezug auf Quantität überaus reich, und eine der ersten Fragen, die man sich unwillkürlich stellt, ist deshalb: »Wie kann für dies alles hinreichende Nahrung vorhanden sein?«

Hier seien nur ein paar allgemeine Bemerkungen über die Nahrungszufuhr angeführt; diese lässt sich auf den Watten, nach allgemeiner Annahme, auf folgende Quellen zurückführen: Phytoplankton, Bodendiatomeen, höhere Algen, Zostera, Detritus und tierische Organismen.

Bezüglich des Planktons, lässt sich zwischen dem lokalen, überaus dürftigen Buchtplankton und dem vom Gezeitenstrom herangeschwemmten Meeresplankton unterscheiden. Das letztere scheint in ganz vorwiegendem Masse bei fallendem Wasser in den Wattgebieten der Ho-Bucht zurückgehalten zu werden, ein Verhältnis, das beim Aufzählen der Planktonorganismen in Proben von dem durch das Graatief ein- und auslaufenden Wasser sehr deutlich an den Tag kommt. Während das einlaufende Wasser reich an Plankton und arm an detritusähnlichen Stoffen ist, so ist in den auslaufenden Wassermengen das Gegenteil der Fall. Deshalb

wird wohl die Annahme begründet sein, dass das zurückgehaltene Plankton in irgendeiner Gestalt der Fauna zugute kommt.

Eine andere Nahrungsquelle sind die auf der Wattoberfläche sehr weitverbreiteten, hauptsächlich aus *Pleurococcus*, *Navicula* und *Pinnularia* bestehenden Diatomeenüberzüge. Diese kommen das ganze Jahr vor, scheinen aber im Spätsommer ihr Maximum zu haben; Diatomeenüberzüge gibt es in allen hier behandelten Wattenzonen auf Skalling, wenn sie vielleicht auch in den höherliegenden Teilen am besten entwickelt sind; nur an Stellen mit ständiger Umlagerung des Bodens scheinen sie zu fehlen. Durch die Wirksamkeit der Gezeiten und der Wellen wird ein Teil der Bodendiatomeen ins Wasser aufgewirbelt und dadurch allen Ernährungstypen der Fauna zugänglich gemacht (siehe S. 54).

Auch Algen sind hier zu nennen. Es ist nämlich beobachtet worden, dass Formen wie *Hydrobia*, *Pygospio* u. a. imstande sind, die feinen Grünalgenfaden zu verzehren, welche in den oberen Wattenzonen als ein feines Geflecht die oberen Bodenschichten durchweben; sie treten auf den inneren 10—75 m der Buhnen-Linie besonders hervor, sind aber auf der Fernsprechhaus-Linie nur äusserst schwach entwickelt. Die von anderen Örtlichkeiten her bekannten dicken Algendecken kommen in dieser Beziehung nicht in Betracht. Ferner sind *Fucus* und *Zostera* wohl auch unter die Nahrungsstoffe zu zählen.

Ausserdem soll Detritus erwähnt werden, über dessen Bedeutung die Meinungen auseinandergehen (vgl. z. B. Blegvad, 1914; Hunt, 1925; Yonge, 1926), der aber jedenfalls neben mineralischen Partikeln, wesentlich im auslaufenden Wasser und besonders hervortretend im inneren Abschnitt der Ho-Bucht in beträchtlicher Menge vorhanden ist.

Untersucht man die Oberflächenschichten der Sandwatten, wird man eine wimmelnde Menge Tierchen (*Copepoden*, *Ostracoden*, *Nematoden*, *Infusorien* u. a.) vorfinden, deren Vorhandensein für den Sandboden typisch, und ohne Zweifel in Betrachtungen über die Ernährung der Fauna an derartigen Örtlichkeiten zu berücksichtigen ist (vgl. Remane, 1933).

So lange wirklich entscheidende Untersuchungen auf experimenteller Grundlage in bezug auf die Nahrung der behandelten Tierformen nicht vorliegen, sind allgemeine Messungen des organischen Materials im Wasser und auf dem Boden nur von geringerem Wert; sie sind auch nicht hier versucht worden, aber die Behandlung dieser Fragen ist jetzt einer der ersten Punkte im Programm des Skalling-Laboratoriums.

Übersicht über die physikalisch-chemischen Faktoren.

Wird man auf Grund der vorliegenden Messungen und Beobachtungen der physikalisch-chemischen Faktoren auf den beiden untersuchten Probelinien versuchen, sich ein Bild darüber zu machen, welche Faktoren für die Verteilung der Fauna auf einen Querschnitt des Wattes von Bedeutung sein können, muss es berechtigt sein, davon auszugehen, dass nur diejenigen Faktoren, deren Werte einiger Variation unterworfen sind, zu hervortretenden Änderungen an dem Tierbestand des Wattes von einer Zone zur anderen auf derselben Linie mitwirkende Ursachen sein können. Liegen die Werte eines Faktors in ungefähr gleichem Niveau in der ganzen Ausdehnung des Querschnitts, muss man ihn in dieser Beziehung ausser Betracht lassen können; seine Bedeutung für die Fauna zu beurteilen wird bei allgemeinen biologischen Untersuchungen nur durch Vergleiche mit abweichenden Örtlichkeiten möglich sein.

Auf Faktoren, deren Gleichartigkeit an den beiden untersuchten Örtlichkeiten hervortretend ist, wird deshalb in dieser Beziehung nicht näher eingegangen; dadurch fallen in bezug auf die beiden untersuchten Linien zwei Faktoren weg, und zwar der Salzgehalt des Wattes und pH.

Es erübrigen sich noch Faktoren wie Bodenart, Wasserbedeckungszeit, Grundwasserstand und Feuchtigkeitsgrad im Boden, Gehalt an Sauerstoff und Schwefelwasserstoff, Temperaturverhältnisse und Nahrungsstoffe, deren Verhältnisse auf den beiden Probelinien hier kurz zusammengefasst sein sollen:

Die Buhnen-Linie.	Die Fernsprechhaus-Linie.
Bodenart.	
Der Grundbestandteil der Bodenart sind überall Körner von 0,1—0,2 mm; innerhalb ca. 250 m v. 0′ reines Sandwatt, ausserhalb dieses Punktes Einmischung feinerer Partikeln (gemischtes Watt).	Die Bodenart etwas gröber als auf der Buhnen-Linie, gleichartig im ganzen Querschnitt (reines Sandwatt).
Wasserbedeckungszeit.	
Ca. 10 % Wasserbedeckung an der Marschkante, 20 % bei 100 m, 30 % bei 200 m, 45 % bei 300 m, 56 % bei 400 m und 62 % bei 500 m v. 0′. Der Teil zwischen 50 und 450 m v. 0′ hat eine längere Wasserbedeckungszeit als die entsprechende Strecke auf der Fernsprechhaus-Linie. Von 0—60 m v. 0′ kommen ununterbrochene Trockenlagen von ca. 370 Stunden vor, und bis zu ca. 185 m v. 0′ sind ununterbrochene Trockenlagen von 72—312 Stunden registriert worden.	Ca. 10 % Wasserbedeckung an der Marschkante, 15 % bei 100 m, 20 % bei 200 m, ca. 25 % bei 300 m, 38 % bei 400 m und 54 % bei 500 m v. 0′. Der grösste Teil dieser Linie ist also recht hochliegend mit verhältnismässig geringer Wasserbedeckungszeit. Von 0—60 m v. 0′ kommen Trockenlagen wie die auf der Buhnen-Linie vor; die Grenze 185 m v. 0′ auf der Buhnen-Linie entspricht 300 m v. 0′ auf der Fernsprechhaus-Linie (Trockenlagen von 72—312 Stunden).
Grundwasserstand und Feuchtigkeitsgrad.	
Von 500—150 m v. 0′ steht das Grundwasser auch bei Ebbe bis an die Oberfläche, sodass oft Tümpel gebildet sind (»Tümpelwatt«). Von 0—125 m v. 0′ sinkt das Grundwasser während der Ebbe 5—25 cm unter die Oberfläche, sodass der Feuchtigkeitsgrad der oberen Bodenschichten in wesentlichem Masse abnimmt (»Austrocknungswatt«).	Während der Ebbe hält sich der Grundwasserstand in der ganzen Länge der Linie bis an die Oberfläche, sodass das Watt hier grösstenteils mit Tümpeln bedeckt ist (»Tümpelwatt«).
Sauerstoff- und Schwefelwasserstoffgehalt.	
Der Sauerstoffgehalt des Wattengrundwassers erreicht ca. 50 m v. 0′ sein Maximum (2—2,7 mg/L; 20—28 % der Sättg.), nimmt	Der Sauerstoffgehalt beträgt hier etwa 1 -3 mg/L (15—42 % der Sättg.) mit einer gleichmässigen Verteilung über die ganze

Die Buhnen-Linie.

dann nach aussen hin ab bis zum Minimum bei ca. 400 m v. 0′ mit 10—11 % der Sättg. (ca. 1 mg/L). Der Gehalt an Schwefelwasserstoff gewährt das umgekehrte Bild (0 bei 50 m v. 0′, ca. 3—6 mg/L 400 m v. 0′).

Die Fernsprechhaus-Linie.

Linie. Freier Schwefelwasserstoff ist so gut wie nicht vorhanden.

Temperaturverhältnisse.

Von beiden Linien gilt es in den Hauptzügen, dass die Durchschnittstemperatur der oberen noch feuchten Bodenschichten zwischen der Temperatur der Luft und der des Buchtwassers liegt, jedoch näher der ersteren als der letzteren, sodass die jährlichen Schwankungen bedeutend grösser als in offenem Meere sind. Die Verhältnisse während Frostperioden sind doch noch nicht untersucht worden.

Der ausserhalb 150 m v. 0′ liegende Teil der Buhnen-Linie zeigt recht beständige Temperaturverhältnisse; innerhalb 150 m v. 0′ wird aber die Oberfläche, sobald das Grundwasser etwas unter dieselbe sinkt, jedenfalls im Sommer eine stärkere Temperaturerhöhung als die im äusseren Gebiete normale zeigen.

Die Fernsprechhaus-Linie hat wegen des gleichmässigen Grundwasserstandes ungefähr dieselbe Temperatur in der ganzen Ausdehnung der Linie.

Nahrungsstoffe

sind teils als Plankton, teils an den Boden geknüpft vorhanden; die Zufuhr von Plankton ist direkt von der Wasserbedeckung abhängig. Die an den Boden geknüpfte Nahrung wird teils durch abgelagertes Material, das sich bis zu einem gewissen Grade anhäufen kann, teils durch Bodendiatomeen u. ähnl. Organismen vertreten.

Die Buhnen-Linie bietet in grossen Teilen den planktonfressenden Tieren gute Bedingungen (lange Wasserbedeckung); ferner sind im Schlickgebiet für Nahrungsablagerung gute Bedingungen vorhanden.

Bei der relativ kurzen Zeit der Wasserbedeckung auf der Fernsprechhaus-Linie ist die Planktonzufuhr nicht gross, und wegen der stärkeren Einwirkung von Strom und Wellen sind die Ablagerungsmöglichkeiten auch nicht günstig.

HAUPTZÜGE AUS DER ALLGEMEINEN BIOLOGIE DER WATTENFAUNA.

Eine Darlegung der Biologie der einzelnen Wattenformen ist an sich eine ausserordentlich umfassende Aufgabe, und wenn das Verständnis für die Beziehungen der Tiere zur Umwelt auch durch eine eingehendere Kenntnis von der Biologie der Tiere erweitert wird, so muss es doch hier rücksichtlich des Umfanges der Aufgabe berechtigt sein, einige Seiten der Biologie auszuwählen, die zur Beleuchtung der Verbreitungsverhältnisse auf einem Querschnitt des Wattes als besonders geeignet anzusehen sind.

Nach einer kurzen Faunaliste werden deshalb in diesem Kapitel die Fortpflanzungsbiologie der Faunaelemente nebst den Verbreitungsmöglichkeiten der Jugendstadien, die Siedlungsweise der Wattenfauna, die Beziehungen der Fauna zu Faktoren wie Bodenart, Salzgehalt und Temperatur, das Bewegungsvermögen und die Wanderungen der Wattenfauna, sowie die auf dem Watt vertretenen Ernährungstypen behandelt.

Die Atmungsverhältnisse, die in dieser Beziehung von besonderem Interesse sind, werden in einem besonderen Kapitel behandelt werden.

Faunaliste.

In dieser Untersuchung ist nur die zu jeder Zeit auf dem Watt anzutreffende Fauna berücksichtigt worden. Die nur entweder während der Wasserbedeckung oder der Trockenlage vorhandenen Formen werden hier nicht behandelt.

Im untenstehenden Verzeichnis sind nur die allgemeineren, bei den angewandten Einsammlungsmethoden in Betracht kommenden, makroskopischen Formen mitgenommen worden; von diesen sind diejenigen Arten durch fettgedruckte Buchstaben hervorgehoben, deren ökologische Bedeutung so hervortretend ist, dass ihnen eine genauere Behandlung in den folgenden Abschnitten zukommt. Die übrigen Arten werden nur ausnahmsweise später erwähnt werden. Wenn im Folgenden bei Erwähnung der Kürze wegen nur der Gattungsname benutzt wird, weist er auf die fettgedruckten Arten hin.

Anthozoa:

Actinia undata O. F. Müller (*A. anguicoma* (Price)) findet sich in einer Anzahl von bis zu 20 pro m² in Schlickgebieten auf Skalling; die einzelnen Individuen sind ausschliesslich auf der Rückenseite lebender Cardien festgeheftet angetroffen (Abb. 125). Die Bestim-

mung wurde von Herrn Professor O. Karlgren, Lund, gefälligst vorgenommen, der auch mitgeteilt hat, dass die Art an anderen Örtlichkeiten auf Muschelschalen, Steinen od. dergl. (z. B. bei Esbjerg) häufig vorkommen kann.

Polychaeta:

Nereis diversicolor Müll.

Nereis pelagica L. wird hin und wieder im äusseren Abschnitt des Wattes angetroffen.

Nereis virens Sars kann auf den Watten vereinzelt vorkommen.

Nephthys hombergi Aud. et Edw.

Pygospio elegans Clap.

Scolecolepis squamata (Abildg.) ist bekanntlich eine Form der Brandungszone (vgl. Mortensen, 1922); auf den Skallingwatten nur zuäusserst auf der Fernsprechhaus-Linie in vereinzelten Exemplaren gefunden; an der Westküste ist er dagegen in einer Anzahl von ca. 150 pro m² gefunden worden.

Scoloplos armiger Müll.

Arenicola marina L.

Heteromastus filiformis (Clap).

Lanice conchilega Pall. zum erstenmal im Herbst 1934 teils auf der Buhnen-Linie (ca. 300 m v. 0′), teils an einzelnen anderen Stellen vereinzelt beobachtet; er scheint häufiger zu werden.

Gastropoda:

Hydrobia ulvae Penn. (*stagnalis*). Die Bestimmung wurde von Herrn mag. scient. G. Thorson und Herrn stud. mag. G. Mandahl-Barth durch Vergleiche mit einem grossen Material von den übrigen dänischen Hydrobiaarten und Varietäten vorgenommen.

Littorina littorea L.

Lamellibranchiata:

Mytilus edulis L.

Cardium edule L.

Petricola pholadiformis Lamarck. Im Laufe dieser Untersuchung nur einmal (im Sommer 1934) im schlickgemischten Boden auf der Buhnen-Linie ca. 250—300 m v. 0′ beobachtet. Sie wurde zum erstenmal im Jahre 1905 auf Skalling gefunden und wird vom Jahre 1910 als hier allgemein vorkommend bezeichnet (Jensen & Spärck, 1934, pag. 126).

Macoma baltica (L).

Scrobicularia plana (Da Costa).

Mya arenaria L.

Cirripedia:

Balanus improvisus Darwin. Oft in solcher Menge auf lebenden Miesmuscheln, dass deren Schalen ganz mit dieser Art bedeckt sein können.

Malacostraca:

Mysis (*Macromysis*) *flexuosa* Müll.; nicht selten in den bei Ebbe zurückstehenden Tümpeln zu sehen; kann auch beim Eingraben in den Boden die Ebbe auf den Watten durchhalten.

Crangon vulgaris Fabr.; ist sowohl bei Flut als bei Ebbe zu finden, indem er während der Trockenlage entweder in kleinen Tümpeln oder in die oberen, feuchten Bodenschichten eingegraben vorkommt.

Carcinus maenas L.; die erwachsenen Tiere sind während der Trockenlage nur ausnahmsweise auf dem Watt anzutreffen, im Sommer aber (Juni—Aug.) werden oft eine Menge Junge (von ca. 0,5 cm Schildbreite) beobachtet, die in fast allen Teilen des Wattes auf der Oberfläche umherlaufen.

Corophium volutator Pall.

Bathyporeia Robertsoni Bate; findet sich in geringer Anzahl auf allen untersuchten, sandigen Wattstrecken auf Skalling.

Wenn auch nur die allgemeineren Arten hier mitgenommen worden sind, muss die Wattenfauna dennoch im Vergleich zu der Fauna des ein wenig tieferen Wassers im Wattenmeer und in noch höherem Grade im Vergleich zu der Bodenfauna der Nordsee mit Bezug auf makroskopische Formen als äusserst artenarm bezeichnet werden (vgl. Hagmeier & Kändler, 1927). Im grossen ganzen besteht die Wattenfauna aus den typischsten Vertretern der *Macoma*-Gemeinschaft.

Fortpflanzungsbiologie.

Von grundlegender Bedeutung für das Verständnis der Verbreitungsverhältnisse auf dem Watt und auch in anderen Meeresgebieten wird es nicht am wenigsten sein, die Wirkungsart der einzelnen Faktoren auf die ersten Bodenstadien der Wattenfauna sowohl an Ort und Stelle wie durch Experimente zu studieren (vgl. Day & Wilson, 1934). Die Zerlegung in Zonen auf dem Watt scheint in vielen Fällen durch ein frühes Absterben von Brut in gewissen Gebieten und ein entsprechendes Heranwachsen in anderen zu erfolgen; die einzelnen Arten (und dies gilt sowohl von den jungen wie von den erwachsenen Tieren) scheinen hier auf ziemlich klein anmutende Verschiedenartigkeiten der Umgebung ausserordentlich fein zu reagieren.

Im Hinblick auf solche Studien wird es von wesentlicher Bedeutung sein, gewisse Seiten der Fortpflanzungsbiologie der Wattenfauna kennenzulernen; eine vollständige Klärung dieser Verhältnisse zuwegezubringen war aber unter den bisherigen Arbeitsbedingungen der Station nicht möglich; es soll im Folgenden — unter Hinweis auf das der Sache beizulegende Interesse — in aller Kürze versucht werden, die teils in der Literatur befindlichen, und teils durch eigene Untersuchungen an den Tag gebrachten Aufschlüsse hier zu sammeln.

Vom Vorfrühling (ca. 15. März bis in den April hinein) hat der Verfasser auf Skalling eine sehr grosse Anzahl geschlechtsreifer Individuen von ***Nereis diversicolor*** beobachtet, und noch im Juli gibt es oft Weibchen mit reifen Eiern; diese Art scheint deshalb eine sehr lange Brutperiode zu haben. Von der Brut weiss man, dass sie ein pelagisches Stadium durchläuft, von der Ansiedlung und der Verteilung der postlarvalen Stadien liegen aber keine speziellen Mitteilungen vor.

Nephthys hombergi ist wie *Nereis* gegen Mitte März ($^{17}/_{3}$, 1934) mit Eiern beobachtet worden; in den zahlreichen Sommerproben vom Juli wurden dagegen Individuen mit reifen Geschlechtsprodukten nie beobachtet.

Die Brutbiologie von ***Pygospio elegans*** ist durch Söderström (1920) eingehenden Studien unterzogen worden, und die Ergebnisse seien hier kurz zusammengefasst: Vom Juni bis August enthalten die Sandröhren der weiblichen Individuen je eine dicht zusammenhangende Kette von bis zu 16 kleinen Eikapseln, jede durch einen kleinen Stiel an die Wand der Mutterröhre befestigt. In jeder Kapsel sind 50—60 Eier, von denen 6—7 auf Kosten der übrigen entwickelt

werden, sodass zur Erzeugung einer Larve sozusagen 8 Eier daraufgehen. Die Larven werden in den Kapseln so weit entwickelt, dass sie unmittelbar nach dem Ausschlüpfen sich im Boden eine selbständige Röhre bilden können; ein planktonisches Stadium durchleben sie nicht, und es ist deshalb anzunehmen, dass durch diese Jugendstadien keine grössere Verbreitung erfolgt.

Eine andere Frage ist es aber, ob *Pygospio* ausser der hier erwähnten Sommergeneration nicht auch eine Winter- und Frühlingsgeneration entwickeln kann, deren Larven dadurch von denen der ersteren merkbar abweichen, dass sie ein planktonisches Dasein führen. Die Frage ist noch nicht ganz aufgeklärt, Söderström glaubt aber auf Grund eigener Untersuchungen sowie solcher anderer Forscher ein derartiges Verhältnis annehmen zu müssen.

Sofern dies der Fall ist, muss *Pygospio* als eine der am besten gerüsteten Wattenformen angesprochen werden, indem er sowohl zur Gewinnung neuen Bodens wie zur Behauptung desselben gute Mittel besitzt. Bezüglich näherer Aufschlüsse wird auf die Arbeit Söderströms (1920) hingewiesen.

Die Fortpflanzungsverhältnisse von ***Scoloplos armiger*** sind recht eingehend bekannt. In den Monaten März—April (Beobachtungen auf Skalling vom $^{13}/_{3}$ bis $^{15}/_{4}$, 1933 und sogar so spät wie am $^{2}/_{5}$, 1934) wird man auf den Watten den Boden mit kleinen ballonförmigen Schleimkokons besät finden, die aus einem Hauptteil von der Grösse einer Erbse oder eines Nüsschens und einem ca. 5 cm langen, zähen, an den Boden befestigten Stiel bestehen. Die Farbe ist etwas verschieden, wechselt von grünlich zu kräftig rotbraun. Jeder Kokon enthält je nach dem Zeitpunkt Eier oder Larven, die drinnen im Kokon die Entwickelung durchlaufen, sodass sie (nach Angaben von Delsman, 1916) diesen in einer so weit entwickelten Form verlassen, dass sie sich in den Boden sofort eingraben können. Genauere Beschreibungen von der Entwickelung und den Eikokons, die eine Zeitlang als *Arenicola* angehörig beschrieben wurden (Schulze 1856 u. a.), sind in Arbeiten von Cunningham & Ramage (1887) und Delsman (1916) zu finden, wo auch einige Literatur zitiert worden ist. Durch alles darüber Vorliegende ist es als bestätigt anzusehen, dass *Scoloplos* vom Februar bis in den Mai hinein laicht.

Es ist von Interesse, dass die Eikokons an den verschiedenen Örtlichkeiten auf Skalling in einer Anzahl auftreten, welche mit der auf den betreffenden Wattstrecken gewöhnlich vorkommenden Anzahl erwachsener Würmer proportional ist; wenn die Jungen, wie es angegeben wird, nicht umherschwimmen, ist deshalb nicht zu erwarten, dass die Art sich besonders in der Laichzeit nach neuen Gebieten verbreitet.

Über ***Heteromastus filiformis*** ist es nicht gelungen, Aufschlüsse bezüglich der hier behandelten Verhältnisse zu gewinnen.

Wenn auch die Fortpflanzungsbiologie von ***Arenicola marina*** in der Literatur oft berührt wurde, sind die vorliegenden Mitteilungen doch noch recht lückenhaft. Zur Kenntnis von dem Auftreten der jungen Tiere auf dem Watt scheint es deshalb angebracht, folgende Tatsachen auszuziehen: Die Laichzeit wird für die hier behandelte littorale Form auf die Monate Juli—August angegeben (Gamble & Ashworth, 1899, Blegvad, 1923, Orton, 1933, b, u. a.). Die neuesten Untersuchungen von belgischen Küstengebieten (Pirlot, 1933) scheinen doch eine ganz kurze Laichperiode (einen oder zwei Tage) zu zeigen, die in der Regel gegen Mitte Oktober fällt, in welchem Zeitraum die Würmer ziemlich oft an der Oberfläche zu sehen sind; Pirlot gibt an, dass vom September an und vorwärts geschlechtsreife Individuen beobachtet werden, nach dem 15. November sind aber alle Würmer ausgelaicht. In der Hauptsache damit übereinstimmend sind während der Frühlingsbesuche auf Skalling im März—April geschlechtsreife Individuen nie gesehen worden, wogegen sie schon im Juli—August häufig vorkommen und noch Anfang November ($^{2}/_{11}$, 1934) beobachtet werden können.

Die Eiablage und die erste Entwickelung sind (vom 6.—20. August 1922) von Blegvad (1923) im Aquarium beobachtet worden. Die Eier liegen ganz lose auf dem Boden und werden sehr leicht aufgewirbelt; es ist deshalb leicht zu verstehen, dass sie auf den eigentlichen Watten, wo das Wasser immer wechselt, noch nicht beobachtet worden sind. Nach einigen Tagen schlüpfen die Larven aus und führen mittels der Bewimperung ein pelagisches Dasein; allmählich entwickeln sich eine zunehmende Anzahl Segmente mit Borsten, doch ist die auf Larven im Freien bisher beobachtete grösste Anzahl Borstensegmente fünf (Planktonfänge bei Nyborg im September, Blegvad, 1923, u. a.).

Die nächste bekannte Entwickelungsstufe ist das sogenannte Benhamstadium, das von verschiedenen Forschern vom März bis Juni in Plankton gesehen worden ist (Ashworth, 1904, Blegvad, 1923, u. a.). Der Wurm, der nun von einer Schleimröhre umschlossen wird, ist so weit entwickelt, dass die drei Körperabschnitte zu erkennen sind, obgleich die Kiemen noch fehlen. Die Länge der beobachteten Individuen liegt nun zwischen 3,9—6,5 mm (Ashworth, 1904; vom 4. März bis 29. Mai).

Mit diesem Stadium hört die Kenntnis von der pelagischen Entwickelung des *Arenicola* auf, indem die darauf gefundenen Stadien Bodenstadien von ca. 11 mm Länge sind (Richter, 1924, Skalling 1931—34); sie sind in den Monaten Juni—Juli gesehen worden. Der Wurm hat nun in allem Wesentlichen die Gestalt eines erwachsenen Wurms angenommen und so auch die Kiemen voll entwickelt.

In der erwähnten Arbeit von Blegvad (1923) wird schon die Annahme aufgestellt, dass der Sandwurm ein sehr langwieriges pelagisches Stadium durchläuft, das sich vielleicht von der Laichzeit im Herbst und über den ganzen nachfolgenden Winter hinaus erstreckt.

Diese Hypothese, die für weitere Untersuchungen über die Biologie des Sandwurms von grossem Belang ist, scheint es möglich, durch Beobachtungen über das Auftreten und die Grössenverhältnisse der jungen Sandwürmer zu den verschiedenen Jahreszeiten auf den Watten auf Skalling zu unterstützen.

Wie früher erwähnt, wurden die kleinsten, bisher beobachteten Bodenstadien des Sandwurms in den Monaten Juni—Juli genommen. Sie verraten schon ihr Vorhandensein durch drahtfeine Kotspiralen, die sich nur durch ihre geringe Grösse von denen der erwachsenen Würmer unterscheiden (Abb. 117). Die Anzahl von Jungen kann im Sommer und Herbst sehr beträchtlich sein (siehe S. 85), und noch im November unterscheiden sich die Jungen deutlich von den Erwachsenen sowohl in Grösse wie durch das fehlende dunkle Pigment. Im Vorfrühling (März– April) lassen sich dagegen die jungen Würmer nur schwer von den erwachsenen unterscheiden; viele Junge haben die Minimumsgrösse der Erwachsenen erreicht (ca. 80—100 mm) und eine stärkere Pigmentierung erhalten, sodass man nicht ohne ganz spezielle Hilfsmittel eine Sortierung vornehmen kann. Man wird doch noch einige Junge unter 80 mm finden, aber ihre Anzahl ist ziemlich gering. Die beigefügte Übersicht gibt die durchschnittliche Länge derjenigen jungen Sandwürmer an, die sich im eingesammelten Material von den erwachsenen Würmern mit Sicherheit unterscheiden liessen (in den Klammern sind Maximums- und Minimumsmasse sowie die Anzahl der untersuchten Eksemplare angeführt. Die Masse sind alle von spirituskonserviertem Material genommen):

Sommer	1933 (12.—24. Juli):	28 mm (14—70 mm;	13 Exemplare)
Herbst	1933 (20.—25. Okt.):	42 mm (24—69 mm;	26 Exemplare)
Frühling	1934 (15.—18. März):	54 mm (27—80 mm;	6 Exemplare)
Sommer	1934 (13. August):	23 mm (17—32 mm;	9 Exemplare)

Die Tabelle zeigt das gleichmässige Wachstum der Jungen von einem Sommer bis zum nachfolgenden Frühling, nach welchem Zeitpunkt sie im grossen ganzen die Grösse der Erwachsenen erreicht haben. Den folgenden Sommer tritt eine neue Generation mit der charakteristischen geringen Anfangslänge auf. Vergleicht man diese Tabelle mit dem oben über die Jungen in den Frühlingsproben Gesagten, scheint es deshalb befugt, auf Grund der eingesammelten Aufschlüsse folgende Arbeitshypothese mit Bezug auf die Fortpflanzungsbiologie des Sandwurms zu skizzieren: Der Sandwurm tritt gewöhnlich vom Juli bis November mit reifen Geschlechtsprodukten auf und laicht im Laufe des Spätsommers, vielleicht im Laufe weniger Tage und möglicherweise zu einem recht vorgerückten Zeitpunkt[1]). Die Brut lebt darauf den ganzen nachfolgenden Winter und Frühling hindurch pelagisch, bis sie etwa im April—Juni das Bodenstadium erreicht. Die jungen Würmer wachsen dann als Bodenformen im Laufe des Sommers, Herbstes, Winters und des nachfolgenden Frühlings zu einer Grösse heran, die der der erwachsenen Würmer ganz nahekommt oder sogar innerhalb deren Grenzen fällt (ca. 80—200 mm). Vielleicht laichen diese Würmer schon den zweiten Sommer nach ihrem Ausschlüpfen aus dem Ei. Infolge Aquarienbeobachtungen vom Verfasser im Zoophysiologischen Laboratorium, Kopenhagen, scheint *Arenicola* mindestens 6 Jahre alt werden zu können.

Wie es aus der Tabelle hervorgehen wird, gehen die individuellen Grössen ziemlich auseinander, was wohl grossenteils auf verschiedene Ausschlupf- und Ansiedlungszeit zurückzuführen ist.

Durch das pelagische Stadium sind dem Sandwurm gute Verbreitungsmöglichkeiten gegeben, obgleich daraus nicht folgt, dass die heranwachsenden Bodenstadien über das Watt gleichmässig verteilt sind (siehe S. 85).

Die Muschelfauna der Watten und ähnlicher Lokalitäten wurde von verschiedenen Verfassern in den letzten Jahren einer Reihe Untersuchungen unterzogen; da das Studium ihrer Fortpflanzungsbiologie aber sehr häufige Probeentnahmen sowohl von Bodenstadien wie von Plankton in Verbindung mit Zuchtversuchen beansprucht, ist es noch nicht gelungen, ein vollständiges Bild davon zu geben, aber unter Bezugnahme auf die vorliegende Literatur und auf Grund eigenen Materials soll es hier versucht werden, die Verhältnisse der wichtigsten Arten zu skizzieren.

Mytilus edulis ist eine der am besten untersuchten Arten; nach Angabe einer umfassenden Monographie von Field (1922) erstreckt sich ihre Laichzeit vom April bis September (einschliesslich), und von Helgoland gibt Kändler (1927) an, dass die pelagischen Larven der Art vom April bis Mitte Dezember in Nordseeplankton zu beobachten sind. Die Laichzeit ist somit sehr lang, was auch von anderen Verfassern angegeben wird (Spärck, 1919 u. a.), und die ersten Bodenstadien können denn auch den grössten Teil des Jahres beobachtet werden. Die 0-Gruppe gedeiht doch offenbar am besten auf den Muschelbänken der Watten, da junge Individuen ausserhalb dieser nur sehr selten angetroffen werden.

Die Angaben über die Laichzeit ***Cardium edules*** weichen ziemlich von einander ab. Aus England gibt Johnstone in seiner Monographie (1899) die Zeit vom März bis Juli—August an, während spätere Verfasser Juli—August (Stephen, 1931) oder Mai—Oktober (Orton, 1926) anführen; einige dieser Angaben stützen sich auf Reifeuntersuchungen erwachsener Tiere, was leicht zu Fehlschlüssen führen kann; bei St. Andrews in Kanada hat Battle doch (1932)

[1]) Das Laichen des Wurmes erfolgt möglicherweise in Perioden, die in einer gewisse Beziehung zu den Phasen des Mondes stehen (vgl. den Muscheln, S. 39).

durch sehr gründliche Untersuchungen über die Verhältnisse der Geschlechtsorgane nachgewiesen, dass die Laichzeit hier vom Juni bis September fällt.

Obgleich das pelagische Stadium und seine Dauer noch nicht völlig bekannt sind, lassen sich doch aus dem Auftreten der ersten Bodenstadien gewisse Schlüsse über obenerwähnte Verhältnisse ziehen. Auf Skalling sind Exemplare von 1—2 mm von Mitte Juli bis Mitte August und in einzelnen Fällen noch bis Oktober beobachtet worden; dagegen wurden sie im März—April nie gesehen. Das Vorkommen der ersten Bodenstadien von ca. 1 mm gibt Stephen (1931) vom August, und Orton (1933, a) vom Monat Juli an. Demzufolge und auf Grund der vorhandenen Kenntnis von der Wachstumsgeschwindigkeit der 0-Gruppe[1]) ist anzunehmen, dass das Ansiedeln bei Skalling erst im Monat Juni anfängt und in den Juli—August hinein fortdauert. Die Laichzeit wird wohl dann etwa Mitte Mai beginnen. Die Cardiumbrut verbreitet sich wie die übrige pelagische Muschelbrut, soweit es die Stromverhältnisse erlauben, über das ganze Watt; der Anwachs der 0-Gruppe scheint doch in den einzelnen Zonen äusserst verschieden (siehe Näheres S. 88).

Macoma baltica laicht infolge der Untersuchungen Stephens (1931) in Schottland vom April bis Mai, sodass die 0-Gruppe etwa vom Monat Juni und in der nächstfolgenden Zeit gesehen wird. Auf Skalling sind schon im Juli nur verhältnismässig wenige Individuen der 0-Gruppe kleiner als 1—2 mm, sodass der Brutfall wahrscheinlich schon Anfang Juli zum Abschluss gebracht worden ist; im Oktober—November sind keine Individuen kleiner als ca. 2 mm zu sehen, und dasselbe gilt von den Monaten März—April (Ausnahmen können doch im allerobersten Teil des Wattes vorkommen). Dies lässt auf eine verhältnismässig kurze, etwas früher als die der Cardien fallende Laichzeit schliessen; die vorliegenden Aufschlüsse sind aber noch zu spärlich, um ein endgültiges Urteil darüber abgeben zu können. Mit Bezug auf Verbreitung und Wachstum sind die Brut und die 0-Gruppe denselben Verhältnissen wie den bei *Cardium* erwähnten unterworfen, die jungen Tiere von *Macoma* scheinen aber weit widerstandsfähiger als irgenwelche der anderen Muschelarten des Wattes (vgl. S. 90).

Über ***Scrobicularia plana*** ist es nicht möglich, genauere Aufschlüsse zu geben; weder die Laichzeit noch die Zeit des Brutfalls gelang es festzustellen.

Die Fortpflanzungsbiologie ***Mya arenaria***'s ist dagegen recht gut untersucht worden; die Laichzeit liegt infolge Stafford (1912) vom Juni bis September, und ihre Larven, die gleichfalls von Stafford beschrieben wurden, kommen den ganzen Sommer hindurch in Plankton vor. Schon im Juni—Juli sind aber die ersten Bodenstadien zu sehen. Auf Skalling sind von Mitte Juli bis Mitte August in den äusseren Teilen des Wattes auf der Buhnen-Linie von 200—500 m v. 0′ Bodenstadien von 1—2 mm beobachtet worden.

Dem Laichen der Muscheln (wie auch anderer marinen Tiere) wird oft eine Periodizität in Beziehung zu den Phasen des Mondes zugeschrieben; was *Mytilus*, *Macoma* und *Mya* betrifft, sind diese Verhältnisse durch Untersuchungen in Kanada von Battle (1932) beleuchtet worden.

Die Schnecken der Wattenfauna sind auch mit Bezug auf Fortflanzungsverhältnisse ziemlich gut untersucht worden. Die Laichzeit der ***Littorina littorea*** fällt infolge Angaben von Caullery & Pelseneer (1910, Wimereux in Frankreich) vom Ende März bis Ende September; aus St. Andrews in Kanada wird angegeben, dass die Laichperiode sich vom 18. Januar bis 17. August erstreckt, mit einem deutlichen Maximum in der Zeit vom Anfang April bis 20. Juli (Hayes, 1929); die Eier werden bekanntlich in einer Anzahl von eins bis zwei in

[1]) Nach liebenswürdigen Mitteilungen von Herrn cand. mag. H. Ussing hat er auf Skalling durch Aquarienversuche mit frischem, ungefiltertem Meerwasser eine Wachstumsgeschwindigkeit der 2 mm grossen Exemplare von etwa $^1/_{10}$ mm die Woche ermittelt.

kleinen, an einen sehr flachen, runden Hut erinnernden Kapseln abgelegt. Diese Kapseln, welche die ersten Entwickelungsstadien enthalten, führen in der Nähe der Küste ein pelagisches Dasein. Später schlüpfen die Larven aus und setzen mittels ihres Velums das planktonische Leben fort, bis sie die Grösse des Bodenstadiums erreichen (Caullery & Pelseneer, 1910). Die jungen Schnecken treten in den ersten Bodenstadien besonders auf Mytilusbänken und *Fucus* auf; später (wenn sie mehr als ca. 5 mm lang sind) wandern sie weiter umher, wie es in den Herbstmonaten auf Skalling zu beobachten ist (Oktober—November).

Hydrobia ulvae ist auch eierlegend; die Eier, die in flachen, mit Sandkörnchen dicht besetzten Schleimhülsen eingeschlossen sind, werden in einer Anzahl von 12—70 auf die Schalen der Artsgenossen festgeklebt. Sobald die Larven ausschlüpfen, führen sie mittels des Wimperapparats ein pelagisches Dasein; über die Verteilung der ersten Bodenstadien weiss man nichts Sicheres, aber wie von anderen pelagischen Larven gilt es wahrscheinlich, dass sie sich überall in der Gezeitenzone, wo nicht all zu ungünstige Stromverhältnisse vorherschen, vorkommen können (vgl. S. 81).

Abb. 12—16. Röhren von *Corophium* aus dem Dünenwatt; Beispiel von Mutter- und Bruteröhre (vgl. S. 40).

Auf Skalling wurden vom März bis November Gelege beobachtet, sodass die Laichzeit offenbar sehr lang ist. Dies stimmt mit den Beobachtungen Henkings im deutschen Wattenmeer (1894) gut überein und passt im grossen ganzen auch mit den Beobachtungen zusammen, die Herr mag. scient. Thorson nach mündlicher Mitteilung in anderen dänischen Fahrwassern gemacht hat.

Über die Brutbiologie ***Corophium volutators*** liegen in der Literatur einige Mitteilungen vor. Hart (1930) hat gewisse Seiten des Verhältnisses bearbeitet und führt von englischen Örtlichkeiten eine Laichzeit vom April bis September mit mehreren Bruten des Jahres an (ähnliche Beobachtungen von Skalling). Er nimmt an, dass die Art eine von einem halben bis zu einem ganzen Jahr sich erstreckende Lebensdauer hat; diejenigen, welche im Sommer gelaicht haben, sterben im folgenden Winter vor dem April ab.

Über die Lebensart der frischgeschlüpften Jungen gab es bis jetzt keine besonderen Aufschlüsse. Im Sommer 1931 (vom 23.—25. Juli) gelang es aber, auf dem kleinen Watt westlich von den südlichsten Dünen auf Skalling (siehe die Topographie S. 10) einige Beobachtungen über diese Verhältnisse zu machen.

Wie anderswo genannt (S. 47) sind die Corophiumröhren an dieser Stelle einfache, senkrechte Gänge (Abb. 12); bei Untersuchungen von diesen wurde sehr oft bei einem Paar erwachsener Tiere eine Anzahl (8—12) neulich ausgeschlüpfter Jungen gefunden; es war auffallend, dass die beiden Erwachsenen immer ein Männchen und ein Weibchen waren. In den Röhren, wo die kleinsten Jungen (1—2 mm) gefunden wurden, lagen alle noch im Muttergange; in anderen Röhren sah man ein späteres Stadium, das dadurch charakteristisch war,

dass jedes junge Tier sich ein eigenes Röhrchen vom Muttergange in einem schrägen Bogen nach unten gebaut hatte (Abb. 13). Auf der nächsten Stufe war das untere Ende der Röhre gegen den Muttergang eingebogen, wodurch ein kleines U-förmiges Röhrchen gebildet wurde (Abb. 14—15). Wenn das Junge etwas grösser geworden war, wurde indessen die untere Verbindung mit dem Muttergange abgebrochen, und die Röhre konnte dann entweder parallel zu dem Muttergange ein Stück nach unten laufen, um dann scharf umzubiegen und an die Oberfläche hinaufzuführen (Abb. 15), oder die Biegung nach oben konnte schon in gleicher Höhe mit dem oberen Zweig des U-Rörchens erfolgen (Abb. 16). Zuletzt wurde die Verbindung mit dem Muttergange abgebrochen, sodass das junge Tier dann seine eigene kleine, senkrechte Röhre hatte. Die Röhrenanzahl der Jungen von einem einzelnen Muttergang war durchschnittlich zehn.

Die gegebene Schilderung stützt sich auf eine ganze Reihe Untersuchungen über verschiedene Stadien an verschiedenen Mutterröhren; es gelang nicht, im Aquarium den Vorgang an einer einzelnen Röhre Schritt für Schritt zu verfolgen und zu kontrollieren. Später sind auch in gewöhnlichen U-förmigen Mutterröhren die kleinen U-förmigen Röhrchen der Jungen beobachtet worden. Der Zweck dieser ganzen Entwickelung ist offenbar, dass die Brut sich selbständige Röhren bauen kann, ohne an die Oberfläche kommen zu müssen, wodurch das Bestehen der Art an der einmal eroberten Stelle auf die best mögliche Weise gesichert scheint. Andererseits führt aber diese Entwickelung mit sich, dass man keine wesentliche Verbreitung der Art durch die kleinen Jugendstadien erwarten kann. Es wäre deshalb interessant zu sehen, wie schnell Arten mit solcher Brutbiologie wieder einwandern können, wenn der Bestand durch Katastrophen wie Eiswinter u. ä. an einer Stelle vernichtet worden ist.

Über die Wattenfauna lässt sich also im ganzen genommen sagen, dass die Laichzeit gewöhnlich ziemlich lang ist, sodass jedenfalls ein Teil der Brut eine Aussicht hat, die die besten Entwickelungsmöglichkeiten bietende Zusammenstellung der verschiedenen Faktoren zu erreichen; ferner durchläuft die Brut in den vorwiegenden Fällen pelagische Stadien, die in Verbindung mit der grossen Fruchtbarkeit der betreffenden Arten dazu dienen, sie über die ganze Gezeitenzone (und natürlich auch tieferes Wasser) zu verbreiten, wo jedenfalls ein Teil günstige Bedingungen für Weiterentwickelung finden wird. Eine ökonomischere Sicherung von dem Bestehen der Art an geeigneten Örtlichkeiten wird von einigen Arten (*Scoloplos*, *Corophium* und zum Teil *Pygospio*) durchgeführt, deren Brut keine pelagischen Stadien hat, sondern beständig an den Boden gebunden ist, weshalb eine direkte Bedeutung für die Verbreitung der Art in diesen Fällen von den Jugendstadien nicht zu erwarten ist.

Siedlungsweise.

Für das Verständnis der Ökologie des Wattes ist es von wesentlichem Belang, die Verteilung der Arten im Verhältnis zur Oberfläche zu kennen, und sich gleichzeitig darüber klar zu werden, auf welche Art und Weise die Tiere sich mit Bezug auf Befestigung an den Boden, Röhrenbau und dergleichen den Verhältnissen angepasst haben.

Es wird natürlich fallen, die *Epifauna* und die *Infauna* einzeln zu betrachten, und das schärfste Bild erhält man, wenn man das Verhältnis während der Trockenlage betrachtet, während welcher die Tiere sich recht scharf in die beiden Kategorien trennen lassen; bei Überflutung kann sich die Sache für einzelne Arten etwas schwieriger stellen, und zwar für solche, die im Laufe der Überflutung auf der Oberfläche umherkriechen können, während sie sich

während der Trockenlage in den Boden eingraben oder in ihren Röhren aufhalten. Solche Abweichungen werden erwähnt werden, da es aber von wesentlichem Interesse ist, die Art und Weise zu betrachten, auf die die Fauna sich der ungünstigsten Periode angepasst hat, die für die marinen Formen durch die Trockenlage vertreten ist, wird die Frage über die Siedlungsweise hauptsächlich im Hinblick auf diese Periode analysiert werden.

Von den untersuchten Typen vertreten *Mytilus edulis* und *Littorina littorea* die immer auf der Oberfläche lebende *Epifauna*. Was ***Mytilus*** betrifft, liegt sie auf festem Boden völlig auf der Oberfläche, ist aber im Schlick geneigt, etwas einzusinken, und allzu weicher Boden kann auch ihrem Vorkommen hinderlich sein. Diese Schwierigkeit überwindet die Art teils dadurch, dass sie in dichten durch Byssus zusammengesponnenen Klumpen vorkommt, und teils dadurch, dass andere Muscheln wie *Cardium* und *Macoma*, sowohl lebende als tote, nebst Schalen von Artsgenossen als Unterlage gebraucht werden (siehe Abb. 123); hierzu ist noch ein Hilfsmittel hinzuzufügen, das an gewissen Stellen vielleicht von Bedeutung ist, und zwar, dass *Mytilus* sehr oft, so auch auf der Buhnen-Linie, mit ihrem Byssus eine hapter- und blasenlose *Fucus*art (wahrscheinlich eine Form von *Fucus spiralis*) eingesponnen hat, um sich so von der grossen Algenfläche tragen zu lassen (siehe Abb. 123). Die Alge erhält dafür einen Fixpunkt, den sie sonst auf diesen steinlosen Strecken entbehren würde, und das Verhältnis zwischen Muschel und Alge, das Nienburg von List genau beschrieben hat (1925 und 1927), wird von ihm als symbiotisch bezeichnet; nach Untersuchungen des Verfassers an verschiedenen Stellen der beiden Seiten der Nordsee, scheint das Verhältnis doch zufälliger zu sein.

Die andere Epifaunaform, ***Littorina littorea***, ist durchaus ein Oberflächentier, auch auf recht weichem Boden trifft man sie nie eingegraben, sie sucht im Gegenteil an kühlen Tagen während der Ebbe auf Markierungspfähle, Muschelbänke, einen Fucusbüschel hinauf, oder die Tiere sammeln sich in unbeweglichen Klumpen mit verschlossenen Deckplatten an. Bei lauem Wetter kriechen die meisten *Littorinen* lebhaft umher.

Die Elemente der *Infauna* bestehen hauptsächlich aus Würmern, Schnecken und Krebsen.

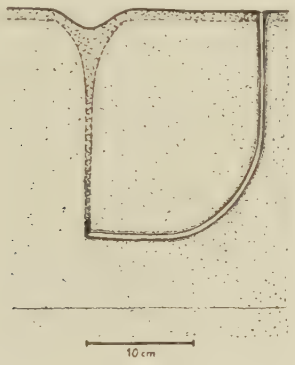
Von den Würmern bilden Arten wie ***Nephthys***, ***Scoloplos*** und ***Heteromastus*** in den obersten 10—15 cm des Bodens mehr oder weniger unregelmässige Gänge. Das Gangsystem ist nicht fest, indem die Würmer immer den Aufenthaltsort verändern; die Röhren erhalten denn auch in schwarzem Sand oder Schlick keinen von Eisenoxydverbindungen stammenden braunen Oxydierungsmantel, wie man ihn bei beständigeren Röhrenformen findet.

Nereis diversicolor bezeichnet mit Bezug auf Röhrenbau einen Schritt in der Richtung des Stabileren; oft bildet er senkrechte Gänge, die sich ca. 2—5 cm von der Oberfläche mehr oder weniger sternförmig verzweigen, indem die Gänge einzeln an die Oberfläche ausmünden (vgl. Mortensen, 1900); der senkrechte Gang kann bis zu einer Tiefe von 15—20 cm hinabreichen. Die Nereisröhren sind gewöhnlich mit einem 2—5 mm dicken Oxydierungsmantel versehen. Auf der Oberfläche verrät sich eine bewohnte Nereisröhre teils durch kleine, traubenförmige Kothaufen, teils durch die sternförmigen Fährten, die der Wurm im nassen Bodenmaterial hinterlässt, wenn er aus einer der Röhrenmündungen sich nach verschiedenen Richtungen nach Nahrung vorschiebt (vgl. *Scrobicularia*, und siehe auch Richter, 1922, S. 13).

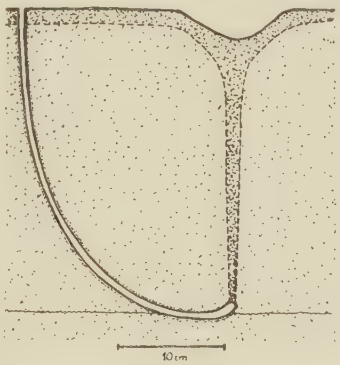
Die Röhrenform von ***Arenicola*** hat der Verfasser sowohl an einer langen Reihe Örtlichkeiten von Holland bis nach Skalling sowie in England (Plymouth) und Schottland (Millport) wie auch durch Aquarienbeobachtungen einem eingehenden Studium unterzogen. Die Untersuchungen ergeben, dass die Röhre senkrecht oder in einem sanft neigenden Bogen von der Oberfläche bis zu einer Tiefe von 20—28 cm in den Boden hinabgeführt wird, wo ein letzter, kürzerer oder längerer Teil parallel zu der Oberfläche verläuft (Abb. 17, die Masse

beziehen sich auf die erwachsenen Tiere); in einzelnen Fällen kann beobachtet werden, dass der tiefe Endteil der Röhre wieder 1—5 cm in die Höhe geführt wird (Abb. 18), das ist aber nicht die Regel. Die ganze Röhre braucht nicht in einer, senkrechten Ebene zu liegen, indem der Gang nicht selten eine grössere oder kleinere Schleife nach einer der Seiten beschreibt.

Inwieweit die Eingrabungstiefe durch den Grundwasserstand bei Ebbe oder durch Druckverhältnisse im Bodenmaterial bestimmt wird, so wie v. Buddenbrock (1912, S. 576) es gedeutet hat, ist nicht leicht zu beurteilen, da es aber bei aussergewöhnlich starken Niedrigwassern, bei denen der Grundwasserspiegel mehrere Tage hindurch 50 cm (gegen die normalen ca. 20—25 cm) unter der Oberfläche stehen kann, beobachtet worden ist, dass *Arenicola* nicht versucht, sich in tiefere Schichten als die gewöhnlichen (ca. 20—28 cm) einzugraben, liegt die Annahme nahe, dass v. Buddenbrock in seiner Anschauung recht hat.



17



18

Abb. 17. Die gewöhnliche Röhrenform bei *Arenicola* (ca. 100 m v. 0′ der Buhnen-Linie); das oxydierte Bodenmaterial ist dicht, der übrige Boden offener getüpfelt. Wellenlinie unten = Grundwasserspiegel (siehe Text S. 43).

Abb. 18. Röhre von *Arenicola* ca. 50 m v. 0′ der Buhnen-Linie; Beispiel von einer Röhre mit aufwärts gebogenem Endteil; Signatur wie Abb. 17.

Ist es gelungen, durch eine solche Röhre einen Schnitt zu legen (Abb. 17, 18 u. 20), wird man, wie an mehreren Stellen auf Skalling, wo der Boden schwarz von Schwefeleisen ist und nur eine oxydierte Oberschicht von braunlichgrauer Farbe hat, eine senkrechte Säule aus braunlichgrauem Material sehen können, welche das untere Röhrenende mit der Oberfläche verbindet; am häufigsten bildet diese hier eine Vertiefung, einen Trichter. Diese Säule (Saugsäule) vertritt das Material, das, je nachdem der Wurm im Boden seiner Röhre den Sand verschluckt, zum Ersatz für das Verschwundene nachstürzt; hierdurch entsteht der Trichter an der Oberfläche. Ist der Sand genügend feucht, wird dieses Nachstürzen des Materials ebenso schnell erfolgen können, wie der Wurm frisst, und durch Strom und Ablagerung wird dem Trichter immer neues Oberflächenmaterial zugeführt, das dem Wurm zugute kommt.

Diese ganze Auffassung von der Bildung der Röhre und dem Entstehen des Trichters und der Saugsäule durch die Nahrungsaufnahme wurde beim Auslegen rotgefärbten Sandes auf die Oberfläche kontrolliert (siehe Technik, S. 13); hierdurch war es möglich, die Bewegung des Materials durch den Trichter und die Saugsäule hindurch Schritt für Schritt zu verfolgen, bis es als Kothaufen wieder an die Oberfläche gelangt. An Örtlichkeiten mit ruhigen Bodenverhältnissen und guter Nahrungszufuhr wird der Wurm nicht recht oft die Röhre ändern;

dies wurde vom Verfasser festgestellt, teils durch direkte Beobachtungen in einem sehr grossen Aquarium, wo der Wurm höchstens ein- oder zweimal des Monats den Ort änderte, teils durch Markierung von Sandwurmtrichtern mit zugehörigen Kothaufen auf dem Watt (an der Buhnen-Linie) und eine nachfolgende über 14 Tage sich erstreckende Observation, in welcher Periode keine Ortsveränderungen beobachtet wurden. Ein Beispiel von besonderer Dauerhaftigkeit sind Sandwurmhügelchen in Prielen mit nicht zu starkem Strom; hier können die Kothaufen eine Höhe von 8 cm und einen Durchmesser von ca. 20 cm erreichen; der entsprechende Trichter misst 7 cm in der Tiefe und 16 cm im Durchmesser, was darauf hindeutet, dass der Sandwurm längere Zeit hindurch dieselbe Röhre benutzt hat (Abb. 119).

Etwas anders ist das Verhältnis an Stellen, wo die Oberfläche ständiger Umlagerung ausgesetzt (z. B. zuäusserst auf der Fernsprechhaus-Linie), und wo die Nahrungsablagerung auch nicht so gut ist. Observationen durch Markierung sind hier erschwert, aber durch Ausgraben einer grossen Anzahl Röhren hat es sich in einzelnen Fällen ergeben, dass der Wurm vom horizontalen Teil des Röhres aus einen Seitengang gegraben und sich eine neue Saugsäule gebildet hat, während die alte Säule in Verbindung mit dem Endteil des alten Ganges noch ersichtlich war.

Es ist deshalb wahrscheinlich, dass man in dieser Beziehung zwischen zwei durch die Verhältnisse der Kothaufen und der Trichter charakterisierten Wattentypen unterscheiden kann: 1) Das geschützte Watt, wo Trichter und Haufen nicht oder nur in geringem Ausmass beim Eintreten der Flutwelle zerspült werden, und wo Wellenschlag nur bei besonderen Windrichtungen eine ebnende Wirkung hat (z. B. auf der Buhnen-Linie); dieses Watt hat deshalb eine sehr unebene Oberfläche (Abb. 103 u. 118); 2) Das ungeschützte Watt, wo eine starke und schnelle Flutwelle in Verbindung mit gewissen Stromverhältnissen bei jeder Flut sowohl Trichter als Haufen zerspült (wie z. B. das Watt am Nordende Fanös, das Watt nördlich von Langli und zum Teil die Fernsprechhaus-Linie); auf einem solchen Watt ist der Boden verhältnismässig eben, doch oft mit Seegangsrippeln (Abb. 117). Zwischen diesen beiden Typen gibt es doch natürlich verschiedene Übergangsformen.

Auf dem ersteren Wattentyp scheint der Sandwurm nur selten seine Röhre zu verändern, während dies wahrscheinlich auf dem unruhigeren Wattentyp öfter stattfindet.

Das oben Angeführte ist das gewöhnliche und vom Verfasser am häufigsten beobachtete Bild von dem Röhrenbau des Sandwurms; trotz den vielen Forschern aber, die sich irgendwie mit dem Sandwurm beschäftigt haben, scheint die Auffassung von dem Röhrentyp des Sandwurms bis zu der allerjüngsten Zeit gewöhnlich diejenige zu sein, dass der Wurm sich U-förmige Röhren gräbt, sodass das Tier mit dem Kopfende in einer Öffnung gerade im Trichterboden sitzen sollte. Diese Auffassung ist z. B. von Gamble und Ashworth (1899) in ihrer klassischen Arbeit über *Arenicola* vorgebracht, und seitdem von einer ganzen Reihe Forschern, die die Wattenfauna bearbeiteten, zitiert und anerkannt worden. Eine Erklärung darauf, dass diese Auffassung kraft Autorität und Überlieferung so lange hat standhalten können, ist vielleicht im folgenden Umstand zu finden: An gewissen Örtlichkeiten kann der Feuchtigkeitsgrad des Bodens ein solcher werden, dass das in der erwähnten Saugsäule befindliche Material durch die Tätigkeit des Wurms noch absinken kann, während die Oberflächenschichten um den Trichter herum schon soweit getrocknet sind, dass sie in diesen nicht einstürzen; dadurch vermag der Wurm in gewissen Fällen einen beträchtlichen Teil des in der Säule zwischen Trichter und Röhrenboden liegenden Materials, in vereinzelten Fällen vielleicht das Ganze, zu entfernen. Es wird dann von der Oberfläche aus den Anschein haben, als ob der Wurm seinen

Gang unter der Bildung eines U an die Oberfläche geführt hätte. In solchen Fällen kann man auch ab und zu sehen, wie der Wurm sich in dem so gebildeten Gang hinaufstreckt[1])

Beim Ausgraben wird man aber sonst immer den Wurm mit dem Kopfende im Boden der eigentlichen, L-förmigen Röhre finden. Ferner hat man ein starkes Anzeichen davon, dass der gänzliche Mangel an Material in der Säule über dem Schlund des Wurms eine ganz momentan auftretende Erscheinung ist, in dem Umstande, dass während die L-förmige Röhre dank dem Schleim des Wurms relativ feste Wände hat, sowie sie auch in schwarzem Boden von einem Mantel aus deutlich oxydiertem, eisenhaltigem Material umgeben ist, findet man an der Grenze zwischen dem absinkenden Sand in der Säule und dem feststehenden Boden nie eine Andeutung von Schleimabsonderung oder hervortretende Spuren eines Oxydierungsmantels. Diese Einzelheiten scheinen zu zeigen, dass wenn man auch bei Untersuchungen über gewisse Formen von Sandwurmröhren sich ein Bild von einer U-förmigen Röhre machen kann, werden genauere Untersuchungen doch nachweisen können, dass es sich in Wirklichkeit um den zuerst beschriebenen, eher L-förmigen Typ handelt.

Das hier beschriebene Bild von dem Röhrenbau des Sandwurms weicht wie gesagt von dem einer ganzen Reihe Verfasser ab, findet aber dafür durch ein paar einzelne, bisher recht unbeachtete Arbeiten die schönste Bestätigung. Bohn (1903) hat so auf Sandbänken an der französischen Kanalküste, gerade der Stelle gegenüber, wo Gamble und Ashworth ihre Untersuchungen anstellten, den L-förmigen Röhrentyp gefunden und auch das Verhältnis im Aquarium beobachtet. U-förmige Röhren hat er nie gesehen, beschreibt aber noch einen Röhrentyp, der aus einem einzelnen sehr tiefen, ganz senkrechten und unten eventuell mit kleinen Seitengängen versehenen Gang besteht.

Von dänischer Seite ist Blegvad (1921) auf die richtige Auffassung von der Röhrenform aufmerksam gewesen, indem in einer der an diese Arbeit anschliessenden Thesen eine ganz kurze Bemerkung hierüber gemacht wird.

Richter (1924) führt auf Grund von Untersuchungen im friesischen Wattenmeer an, dass die Röhren des Sandwurms die oben beschriebene L-Form haben, hebt aber dann hervor, dass ein oder mehr etwa horizontal liegende Seitengänge von einem vertikalen Stamm aus überaus häufig vorkommen (Vgl. die Verhältnisse auf der Fernsprechhaus-Linie, S. 44).

Von den Würmern erübrigt sich noch, ***Pygospio elegans*** zu nennen, der von den hier erwähnten Typen die dauerhaftesten Röhren baut. Mittels eines stark erhärtenden Schleims formt das Tier eine Röhre von 3–7 cm Länge und ca. 1 mm im Durchmesser, an welcher Sandkörnchen in einer recht unregelmässigen, aber ziemlich dicken Schicht festgeheftet werden. Die Röhre, die in der Regel eine deutliche rote Farbe hat, sitzt im Boden in vertikaler Lage (Abb. 20 u. 112—113) und ist oft am oberen Ende zweiästig; wegen des gehärteten Schleimüberzugs sind die Röhren sehr dicht und imstande, Feuchtigkeit zurückzuhalten.

Alle Muscheln der Infauna sind wegen ihres muskulösen Fusses im Besitze eines recht beträchtlichen Grabvermögens. Die Eingrabungstiefe wird deshalb in erster Reihe durch die Siphonenlänge beschränkt.

Cardium hat kurze, dicke Siphonen und besiedelt deshalb die obersten Bodenschichten, von 0—4 cm je nach der Grösse des Tieres. In der Regel liegt die Art ein bischen schräge im

[1]) Bei List sind in ein paar Einzelfällen in sonst normal gebauten Sandwurmröhren scheinbare Abdrücke von der Segmentierung der Würmer an den die Saugsäule umgrenzenden Wänden beobachtet worden, ohne dass sie doch Spuren von Schleimeinwirkung oder Oxydierungsmantel trugen. Es ist wahrscheinlich, dass diese abweichenden Einzelfälle unter viel hundert ausgegrabenen Sandwurmröhren durch die oben erwähnten Beobachtungen zu erklären sind.

Boden (Abb. 20 u. 121). Ihre kräftige Form und dicke Schalen befähigen sie, verschiedenen Einwirkungen zu widerstehen, denen die Oberflächentiere ausgesetzt werden können. Ihre relativ grosse Querschnittsfläche und gefurchte Schale wirken dem Einsinken in weichen Boden günstig entgegen. An Stellen mit einem zahlreichen Cardiumbestand können die Oberflächenschichten bis zur Siedlungstiefe der Art wegen deren Vorhandensein mehr oder weniger oxydiert und von graulichbrauner Farbe sein.

Macoma baltica gehört in die nächste Tiefenzone, von ca. 4—7 cm für die Erwachsenen; sie sitzt mit dem Hinterende gerade in die Höhe, und ihre zwei Siphonen haben gewöhnlich einen gemeinsamen Schacht nach der Oberfläche (Abb. 20); der Schacht und zum Teil auch der die Schalen umgebende Sand zeigen eine ziemlich schwache, graulliche Oxydierungszone. Auf einigermassen weichem Boden lässt sich *Macoma* allein durch die von ihrem Atemsipho auf der Oberfläche hinterlassenen feinen, unregelmässig sternförmigen Spuren nachweisen.

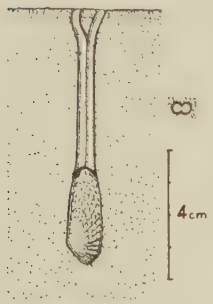


Abb. 19. *Petricola pholadiformis* in natürlicher Lage im Boden mit Angabe der Röhren, durch welche die Siphonen emporgestreckt werden (rechts ein Querschnitt durch dieselben).

In ungefähr derselben Zone wie *Macoma* kann man bisweilen ***Petricola pholadiformis*** finden. Die Art sitzt ebenfalls mit dem Hinterende gerade empor (Abb. 19); die zwei langen selbständigen Siphonen liegen im proximalen Teil in einer gemeinsamen Röhre, deren zwei Hälften doch durch feine Mittelwälle teilweise getrennt sind; ein bis zwei cm von der Oberfläche gabelt sich die Röhre und mündet in zwei ca. ein cm voneinander entfernten Öffnungen.

Wie die Siphonen arbeiten, war es leider dem Verfasser nicht möglich zu beobachten; selbst wenn keine Fährten an der Oberfläche beobachtet wurden, ist es doch in Anbetracht der langen, ganz weichen Siphonen wahrscheinlich, dass diese Art eine ähnliche Ernährungsweise wie z. B. *Scrobicularia* und *Macoma* aufweisen wird.

Den langen, streckbaren Siphonen gemäss findet sich ***Scrobicularia plana*** in einer Tiefe von 7—12 cm, die kleineren oben, die grösseren ganz unten. Diese Muschel nimmt eine ähnliche Stellung ein wie *Macoma*, ihre beiden Siphonen haben je einen Schacht nach der Oberfläche, an die sie ca. 2—3 cm voneinander ausmünden (Abb. 20). Ausnahmsweise kann doch ein kürzeres od. längeres Stück vom untersten Teil der Siphoschächte verschmelzen; um die Schächte herum liegt eine graulliche Oxydierungszone. Auf der Oberfläche sieht man gewöhnlich die Spuren des Ventralsiphos als ziemlich regelmässig sternförmige Figuren mit einem Durchmesser von 4—10 cm; dann und wann kann die Röhrenmündung auf einen kleinen Hügel emporgehoben sein. Diese Figuren, die nie früher von den Watten beschrieben worden sind, erinnern an die vorerwähnten Nereisfährten, obgleich sie kaum so unregelmässig wie diese sind (Abb. 122)[1]).

Mya arenaria gräbt sich als erwachsenes Tier tiefer als alle anderen Muscheln ein; je nach der Grösse der Individuen siedelt die Art in einer Tiefe von 12—25 cm. Vom Hinterende führt eine Röhre mit ovalem Querschnitt und etwas grösseren Dimensionen als die der Sandwurmröhre an die Oberfläche hinauf; durch diese werden die zusammengewachsenen Siphonen emporgestreckt. Die Röhre zeigt einen schwächeren Oxydierungsmantel als den des Sandwurms. Wo nicht viele *Mya* beisammen sitzen, sind die von ihnen gemachten Löcher an der

[1]) Während der Fertigstellung des Manuskripts ist eine Arbeit von Häntzschel (1934) erschienen, die dieselben Scrobiculariafährten beschreibt.

Oberfläche oft schwer zu erblicken. Wie *Cardium* kann sich aber auch *Mya* durch »Spritzen« verraten, wenn sie gestört wird.

Hydrobia ulvae ist während der Trockenlage gewöhnlich als ein Infaunatier zu betrachten, die Bezeichnung ist aber mit einigem Vorbehalt anzuwenden, da es an Stellen, wo die Tiere in ganzen Säumen an die Marschkante eingespült werden, nicht allen gelingt, sich einzugraben. Da die Schnecke bei Flut auch auf der Wattenoberfläche umherkriecht, muss sie vielleicht eher als eine Übergangsform zwischen den beiden Gruppen bezeichnet werden.

Betrachtet man den höchstliegenden Teil des Wattes bei zurücklaufendem Wasser, wird man normalerweise die *Hydrobien* mit Eingraben beschäftigt sehen, indem sie mittels des Fusses ein Loch in den Boden wühlen; unter wiederholten rüttelnden und drehenden Bewegungen wird die Schale nachgezogen, und nach einigen Minuten verrät nur ein kleines, oft etwas unregelmässiges Loch das Vorhandensein des Tieres (Abb. 110), selbst liegt es versteckt mit der Schale wagerecht und der Mündung nach oben, dem Boden des Loches zugekehrt, ca. 1 cm unter der Oberfläche (Abb. 20).

Als Abschluss von dieser Ausführung über die vertikale Verbreitung der einzelnen Arten, soll endlich ***Corophium volutator*** behandelt werden, dessen Röhre im allgemeinen die wohlbekannte U-Form hat (Abb. 20 u. 115). Die Röhre geht bis zu einer Tiefe von 1,5—4 cm hinab, und die beiden emporsteigenden Äste, die entweder parallel sind oder ein wenig divergieren, münden in einer Entfernung von 0,5—1,5 cm voneinander aus. Der Röhrendurchmesser ist ca. 3 mm, was dazu genügt, dass das äusserst bewegliche Tier sich drinnen umdrehen und dadurch die Bewegungsrichtung ändern kann. Inwendig sind die Röhren gewöhnlich mit einer glänzenden, graulichen Schicht belegt, deren Ursprung nicht ganz klar ist, am häufigsten aber als eine Kotschicht gedeutet wird; jedenfalls scheint sie von dichterer Beschaffenheit als die umgebenden Bodenschichten zu sein. Die Röhrentiefe scheint u. a. von der Stromgeschwindigkeit (Umlagerungsvermögen) des darüber liegenden Wassers abzuhangen, indem sie in den Prielen der Aussenmarsch, wo *Corophium* recht zahlreich sein kann, je nach der Stromstärke von 4—9 cm hinab gehen kann. Inwieweit auch Kälteperioden der Grund sein können, weshalb die Röhren tiefer als sonst nach unten geführt werden, wurde auf Skalling nicht observiert.

Es soll an dieser Stelle noch ein Typ von Corophiumröhren erwähnt werden. Er wurde auf dem unter der Topographie erwähnten kleinen Watt westlich von den Dünen am Skallingende zuerst beobachtet; hier wurden nämlich im Sommer 1931 Corophien ausschliesslich in einfachen, senkrechten Gängen beobachtet (Abb. 12—16), die 7—10 cm in den Sand, selten bis zum Grundwasser bei Ebbe hinunterführten. Seite an Seite mit diesen Corophien wurden Bledien (*Bledius arenarius*) und *Dyschirius*, sowohl Erwachsene wie Larven, gefunden; die Örtlichkeit muss also als ein Übergangsbezirk zwischen Meer und Land angesehen werden, wo Vertreter von beiden Seiten anscheinend auf das beste gedeihen können. An dem nämlichen Orte wurden noch im Februar 1932 viele Corophien angetroffen; zu diesem Zeitpunkt waren aber die Insekten verschwunden. Die Röhrenform ist möglicherweise eine Anpassung an diese recht hochliegende Wattstrecke, die bisweilen viele Hochwasser hindurch blossliegt. Der Typ ist auch auf einer ebenfalls ziemlich hochliegenden Wattstrecke im nördlichen Teil von Skalling, sowie an der Westküste von Röm auf einer wattähnlichen, etwa dasselbe Bild wie das Dünenwatt am Skallingende gewährenden Strecke beobachtet worden. Im Anschluss an die Fortpflanzungsbiologie *Corophiums* ist diese Röhrenform eingehender behandelt worden, da sie aber auf den gewöhnlichen Wattstrecken nicht verbreitet ist, wird sie übrigens ausser Betracht gelassen.

Als eine Übersicht über die Hauptzüge der Siedlungsweise der wich-

tigsten Faunaelemente auf den untersuchten Wattstrecken kann auf Grund des Vorstehenden mitfolgender schematischer Schnitt durch das Watt aufgestellt werden (Abb. 20); wie es auch später aus der Darlegung der horizontalen Verteilung der Arten auf das Watt (S. 97) hervorgehen wird, ist dieses im

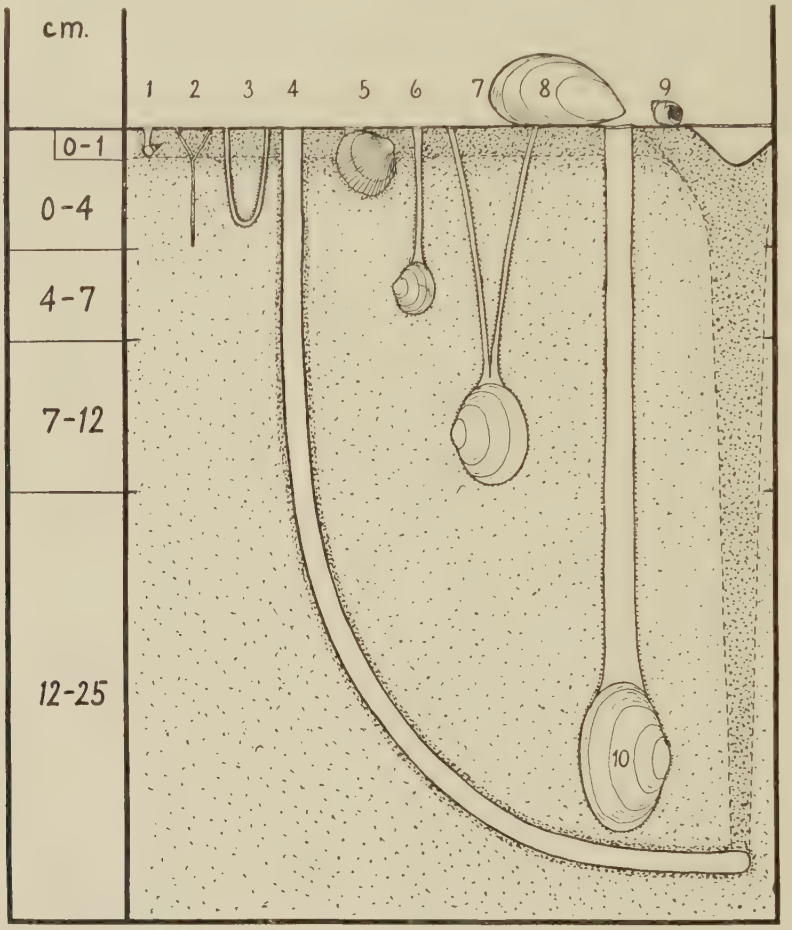


Abb. 20. Halbschematischer Schnitt durch den Wattenboden zur Angabe der verschiedenen Tiefenzonen, in denen die Arten sich finden, sowie zur Illustration von Röhrentypen u. a. m.; 1. *Hydrobia;* 2. Röhre von *Pygospio;* 3. Röhre von *Corophium;* 4. Röhre von *Arenicola;* 5. *Cardium;* 6. *Macoma;* 7. *Scrobicularia;* 8. *Mytilus;* 9. *Littorina;* 10. *Mya.* Das oxydierte Bodenmateriel ist dicht, der übrige Boden offener getüpfelt.

inneren oft trockeneren Teil vorzugsweise von Arten besiedelt, die in einer Tiefe zwischen 0 und 4 cm leben, weiter nach aussen werden die eigentliche Oberfläche und die tieferen Zonen auch besiedelt, sodass man im ganzen genommen behaupten darf, dass die höchstliegenden Teile des Wattes die geringste, die tieferliegenden die grösste vertikale Verbreitung ihrer Tierformen haben, ein Umstand, der u. a. etwa bei Fragen über Platzkonkurrenz von Belang sein wird (siehe S. 106); überhaupt stehen die Arten durch ihre verschiedene Siedlungsweise in verschiedenen Verhältnissen zu den äusseren Faktoren.

Andere ökologische Verhältnisse.

(Beziehung zu Bodenart, Salzgehalt und Temperatur.)

Durch die Kenntnis von den Beziehungen der hier untersuchten Tierarten zu den verschiedenen Bodenarten, wird es möglich sein, die Verbreitungsverhältnisse gewisser Tierarten auf dem Watt zu erklären. Auf Grund der von der Dänischen biologischen Station herausgegebenen Bonitierungslisten (Petersen, 1913) über die *Macoma*-Gemeinschaft und ihrer entsprechenden Angaben der Bodenart lässt sich eine derartige Übersicht aufstellen, wenn man aus diesem Material die Beziehung der Tiere zur Bodenart, von anderen Faktoren unabhängig, aufzeichnet. Diese Ergebnisse, durch Aufschlüsse von eigenen Untersuchungen ergänzt, werden vorläufig mutmasslich ein einigermassen richtiges Bild von der Bedeutung dieses speziellen Faktors für die Arten gewähren.

Nereis diversicolor: Am häufigsten im Sand und gemischten Boden; seltener oder fehlt in ganz weichem Boden.

Scoloplos armiger: Wird am zahlreichsten im Sand gefunden, kann aber in geringer Anzahl in tongemischtem und detritusgemischtem Boden vorkommen; selten in weicheren Bodenarten.

Arenicola marina: Kommt in allen Bodenarten, vom groben Sand bis zum Mudd, vor; die einzige Ausnahme ist ganz reiner, weisser Sand. Maximum im Sand und ein wenig tongemischten Boden.

Pygospio elegans: Optimal im Sandboden; kommt auch in gemischtem Boden vor, ist aber im Mudd nie angetroffen (eigene Beobachtungen).

Mytilus edulis: Gewöhnlich auf Kies und Sand; weniger häufig auf gemischtem und weichem Boden.

Cardium edule: Nicht selten in kiesigem und grob sandigem Boden; häufig im Sand und tongemischten Sand; selten in ganz weichem Boden.

Macoma baltica: Kommt in allen Bodenarten vor, optimal doch im Sand und gemischten Boden.

Scrobicularia plana: Nie in reinem Sand oder gröberem Material; kann in tongemischtem Boden vorkommen, ist aber in ganz weichem Boden am häufigsten.

Mya arenaria: Ungefähr gleich häufig in allen Bodenarten vom groben Sand zum Mudd.

Littorina littorea: Ungefähr gleich häufig auf allen Bodenarten vom Steinboden zum Mudd.

Hydrobia ulvae: Scheint auf ganz weichem Boden vorkommen zu können, ist aber wahrscheinlich mehr an gemischten Boden gebunden (oft in Beziehung zur Vegetation).

Corophium volutator: Kann in Bodenarten vom groben Sand bis zum Mudd vorkommen; optimal wohl in gemischtem Boden (eigene Beobachtungen).

Wenn auch die oben genannten Arten in Einzelheiten in Beziehung zu Bodenart verschieden eingestellt sind, wird die Bodenart mit den auf den Skallingwatten herrschenden Bodenverhältnissen hier nur in Bezug auf einzelne Formen als ein wirksamer, beschränkender Faktor auftreten können; was die übrigen Arten betrifft ist die Wirkung der Bodenart nur durch eventuelle Änderungen der Individuenzahl und -grösse zu spüren.

Der Salzgehalt des Wassers in und über den Skallingwatten ist im Gegensatz zu dem, was an ähnlichen Örtlichkeiten sonst oft der Fall ist, nur verhältnismässig geringen Schwankungen unterworfen; die Beziehungen der Wattenfauna zu diesem Faktor sollen deshalb hier nicht genauer behandelt werden; es muss genügen festzustellen, dass die Arten im grossen

ganzen beträchtliche Schwankungen im Salzgehalt vertragen können, und unter der Wattenfauna werden sogar einige der in höchstem Masse euryhaline, marine Formen wie *Nereis diversicolor* u. a. angetroffen; (siehe z. B. Johansen, 1900; Redeke, 1922; Percival, 1929; Schlieper, 1931 u. a.).

Wie diese Anpassung an Schwankungen des Salzgehalts für die in der Nähe der Küste im seichten Wasser lebenden Tiere als typisch anzusehen ist, so muss die durchgehende Widerstandsfähigkeit dieser Formen gegen gewisse Temperatureinwirkungen auch in Zusammenhang damit betrachtet werden. Im seichten Wasser und in noch höherem Masse in der Gezeitenzone kann die Fauna in sehr kurzer Zeit vielgradigen Schwankungen ausgesetzt werden.

Dass eine gewisse Anpassung an verhältnismässig hohe Temperaturen so vorliegt, ist u. a. in einer Arbeit von Henderson (1929) von St. Andrews in Kanada experimentell festgestellt worden. Muscheln aus tieferem Wasser sterben bei Erwärmung bei erheblich niedrigeren Temperaturen als die Gezeitenfauna; als Beispiele seien genannt: Formen aus tieferem Wasser, *Modiolaria discors*, *Saxicava rugosa* und *Modiolaria nigra* von ca. 32,0°—34,5°; Littoralformen aus den oberen Zonen, *Mytilus edulis*, *Mya arenaria* und *Macoma fusca* von ca. 41,0°—42,0°. Von der Wattenfauna sind ferner *Littorina littorea* und *Corophium volutator* untersucht worden; die erstere Form stirbt bei ca. 41,0°—42,0° (Gowanloch & Hayes, 1927), wogegen die letztere keine Erwärmung über ca. 36,5°—37,5° verträgt (Huntsman & Sparks, 1924). Von anderen Formen aus dem tieferen Wasser sei auch *Buccinum undatum* genannt, welche Art schon bei ca. 29° stirbt (Gowanloch, 1927). Eine Anpassung an verhältnismässig hohe Temperaturen ist besonders für die Wattenfauna von Bedeutung, die unter gewissen Umständen Temperaturen von ca 30° ausgesetzt wird (siehe S. 28).

Das Verhältnis der Wattenfauna zu niedrigen Temperaturen ist weniger untersucht worden, ein beträchtlicher Teil der Arten verträgt doch auf kürzere Zeit Erstarrung ohne das Leben zu lassen (Aurivillius, 1895, Wesenberg-Lund, 1904, Blegvad, 1929).

Länger andauernde Kälteeinwirkung ist z. B. von Blegvad (1929)[1]) untersucht worden: Während solcher Perioden können Epifaunaformen wie *Mytilus* im Eis einfrieren (vgl. ferner Hagmeier & Kändler, 1927, S. 14), und oberflächennahen Bodenformen wie *Cardium edule*, *Nereis diversicolor* und *Scoloplos armiger* dem Erfrieren ausgesetzt werden, was oft den Tod zur Folge haben wird; aber auch den tieferliegenden Formen, die unter den erstarrten Oberflächenschichten des Wattes leben, wird die Kälte verhängnisvoll sein, indem die Eisschicht diesen Arten (z. B. *Mya*, *Macoma* und *Arenicola*) den Sauerstoffzugang sperrt, weshalb über kurz oder lang Erstickung eintreffen wird. Überhaupt haben im allgemeinen, wie es auch nachstehend vom Verfasser berührt werden soll, strenge Eiswinter einen durchgreifenden Einfluss auf die Wattenfauna, indem die grosse Sterblichkeit dazu beiträgt, das Verhältnis in der Zusammensetzung der Wattenfauna mehr oder weniger zu verschieben (siehe S. 71).

Eine indirekte Folge von den Kälteeinwirkungen auf die Wattenfauna entsteht, wenn das Eis in Schollen und Stücken durch Wind und Strom über den Boden gepresst wird, wodurch die Tiere der Zerquetschung und Vernichtung ausgesetzt werden.

Seitdem die vorliegende Untersuchung im Sommer 1931 ihren Anfang nahm, waren die Winter indessen nicht so streng, dass auf den Skallingwatten direkte Studien über den Einfluss der Kälte auf die Fauna angestellt werden konnten.

[1]) Für eine in Nyborg Fjord gelegene Station, die bei starkem Niedrigwasser trocken liegt, gibt Blegvad an, nach etwa drei Wochen strenger Kälte mit gelegentlicher Zufrierung des Bodens nachstehende Sterbeprozente ermittelt zu haben: *Mytilus edulis* 100 %, *Cardium edule* 80 %, *Nereis diversicolor* 70 %, *Arenicola marina* 63 %, *Mya arenaria* 50 % und *Macoma baltica* 23 %.

Bewegungsvermögen und Wanderungen.

Im Nachfolgenden soll ganz kurz dargelegt werden, welche aktiven oder passiven Bewegungsmöglichkeiten für die Verteilung der erwachsenen Tiere auf das Watt etwa von Bedeutung sein können.

Unter der Epifauna der Skallingwatten ist ***Littorina littorea*** die am weitesten umherstreifende Vertreterin; Gowanloch & Hayes (1927, S. 13) haben nachgewiesen, dass diese Art sich mit einer Geschwindigkeit von 0,8—2,4 m die Stunde (durchschnittlich 1,3 m) bewegen kann, und man könnte vielleicht daraus erwarten, dass *Littorina* imstande wäre, allein während einer Ebbe 4—5 m zurückzulegen. Da Wanderungen auf dem Watt aber oft durch Pausen wegen Nahrungsaufnahme u. ähnl. unterbrochen werden, sind die längsten, unter günstigen Bedingungen gefundenen Spuren ca. 1,5—2 m. Die Spuren sind ca. $^3/_4$—1 cm breit und haben gewöhnlich an den Rändern ganz niedrige Wälle, die dadurch gebildet werden, dass der Fuss während des Wanderns das Material beiseite schiebt (Abb. 124).

Verschiedene äussere Faktoren scheinen die Wanderungen der Schnecke zu beeinflussen, und in dieser Verbindung sind besonders die geotaktischen und phototaktischen Verhältnisse der Schnecke durch eine ganze Reihe Forscher untersucht worden.

Die Meinungen gehen etwas auseinander, die meisten Versuche scheinen aber negative Geotaxis zu zeigen; dies wird doch auf den ganz flachen Wattstrecken als Veranlassung zu etwaigen Wanderungen kaum von irgendwelcher Bedeutung sein. Grössere Bedeutung scheint man der Phototaxis beimessen zu können, die bei Untersuchungen an Littorinen von steilen Gezeitenküsten am häufigsten als negativ angeführt wird. Diese Regel scheint doch nicht immer Stich zu halten. Auf der Buhnen-Linie wurde so während der Trockenlage mehrmals beobachtet, dass ein ganz überwiegender Teil der Littorinen, die gewöhnlich im äusseren niedrigen Teil des Wattes anzutreffen sind, an warmen Tagen bei niedrig einfallendem Sonnenlicht (am frühen Vormittag und späten Nachmittag) ungeachtet der Gezeitentümpel u. ähnl. sich auf das Licht zu bewegt. Das Bild Abb. 124 wurde an einem späten Nachmittag um etwa 4 Uhr Ende Oktober 1933 aufgenommen; ein Vergleich zwischen Schatten und Bewegungsrichtung lässt deutlich erkennen, dass *Littorina* positive Phototaxis zeigt. An Tagen mit zerstreutem Licht oder bei hoher Mittagssonne sind die Wanderungen der Schnecken ganz unregelmässig verteilt, dem Umstande gemäss, dass kein Punkt mit wesentlich grösserer Lichtintensität als irgendein anderer hervortritt. Schwartz (1932, S. 432) führt ähnliche Beobachtungen mit Bezug auf *Littorina* von Wattstrecken bei Wilhelmshaven an. Gowanloch & Hayes (1927) finden, dass die Littorinen aus den oberen und mittleren Teilen der Gezeitenzone vorwiegend positiv, diejenigen aus der unteren Zone aber negativ phototaktisch sind.

Sind die Ansichten auch geteilt, scheint das Licht doch bei den selbständigen Bewegungen *Littorinas* eine gewisse Rolle zu spielen, und in besonderen Fällen die Verteilung der Tiere beeinflussen zu können. Etwas ganz Sicheres lässt sich doch auf Grund des vorliegenden Materials hierüber nicht sagen, es fällt aber auf, dass man an warmen hellen Herbsttagen wie den erwähnten auf der Buhnen-Linie Littorinen bis zu 100 m vom Nullpunkt finden kann, wo sie nur äusserst selten vorkommen (vgl. S. 94).

An steilen Gezeitenküsten ist nachgewiesen worden, dass *Littorina* sich nach dem Rhytmus der Gezeitenbewegung auf und ab bewegt (Haseman, 1911), sofern das Tier sich in der eigentlichen Gezeitenzone auf schräger Grundlage aufhält. Im Gegensatz hierzu lässt sich bei Individuen auf horizontalen Flächen kein solcher Rhytmus nachweisen, und in guter Über-

einstimmung damit ist es nicht gelungen, auffallende Oszillationen des Littorinabestandes auf dem Watt in Zusammenhang mit den Gezeitenbewegungen zu beobachten.

Es wird dann und wann angeführt, dass *Littorina littorea* im Winter in tieferes Wasser hinaussuchen sollte (Aurivillius, 1895, S. 144, Blegvad, 1929, S. 52). Sowohl im Februar 1932 wie in den Wintern 1933—34 und 1934—35 waren auf den Skallingwatten keine merkbaren Änderungen zu sehen, die betreffenden Winter waren aber alle ohne nennenswerten Frost; es kann doch nach den Äusserungen Blegvads (1929) nicht als ausgeschlossen angesehen werden, dass *Littorina* in strengeren Wintern durch Umsiedeln in tieferes Wasser Schutz vor der Kälte sucht.

Die andere Epifaunaform des Wattes, ***Mytilus edulis,*** ist sehr ortsgebunden; aus eigener Kraft scheint die Art nicht ausserhalb der Muschelbänke zu suchen, welche von Jahr zu Jahr in Form und Ausdehnung recht konstant geblieben sind.

In welchem Ausmasse die Wurmarten der Infauna sich dadurch verbreiten können, dass sie sich durch den Boden hindurchgraben, ist schwer zu entscheiden, aber aus den Aquarienbeobachtungen zu schliessen, kann diese Verbreitungsweise wegen ihrer verhältnismässigen Langsamkeit keine grössere Rolle spielen. Andererseits steht es zu erwarten, dass ein Teil der Arten entweder durch Kriechen auf der Oberfläche oder durch Schwimmen bei Flut Ortsveränderungen vornehmen kann. Formen wie ***Scoloplos*** und ***Heteromastus*** sind auf der Wattfläche nie beobachtet worden; es ist dagegen nicht selten, ***Pygospio, Nereis, Nephthys*** und ***Arenicola*** oben auf dem Boden anzutreffen, und da jedenfalls die drei ersten Formen den vorliegenden Beobachtungen nach als gute Schwimmer bezeichnet werden müssen, ist es nicht ausgeschlossen, dass sie — besonders mit dem Gezeitenstrom (siehe S. 53) — sich ein längeres Stück von ihrem bisherigen Siedlungsort entfernen können. Was *Arenicola* betrifft, teilt Ehlers (1892, S. 416) verschiedene Beobachtungen über das pelagische Auftreten erwachsener Sandwürmer in unmittelbarer Küstennähe (sowohl im Februar als August) mit. Diese Beobachtungen sind meines Wissens nicht später in der Literatur bestätigt worden, müssen aber doch bei der vorliegenden Frage berücksichtigt werden. Jedenfalls scheint der Sandwurm imstande, innerhalb recht beschränkter Zeit auf geeignete Flächen einzuwandern; der Verfasser hat z. B. Wattstrecken bei Esbjerg gesehen, wo man so gründlich nach Sandwurm (für Köder) gräbt, dass ganze ansehnliche Wattflächen an Sandwürmern geleert sein können, wenn die Gräber dieselben verlassen. Hier erscheint aber etwa nach einem Monat der Sandwurm in erwachsenen Exemplaren und in derselben Anzahl wie früher. Gewisse Umstände bei der Verbreitung der Brut lassen auf ein ähnliches Wandervermögen schliessen (siehe S. 87).

Die Wanderfähigkeit bei den Muscheln der Infauna scheint zur Eingrabungstiefe in umgekehrtem Verhältnis zu stehen. So findet man unter den ***Cardien*** oft Individuen, die mittels des kräftigen winkligen Fusses sich auf der Oberfläche des Sandes vorwärts schieben, eine kräftige Furche mit niedrigen Wällen an den Seiten hinterlassend (Abb. 120). Die Bewegung erfolgt ruckweise mit ziemlich langen Zwischenräumen, und die hinterlassenen Fährten sind selten länger als 20—30 cm. Die Tiere scheinen doch im allgemeinen ihr Bewegungsvermögen zu weiteren Wanderungen nicht auszunützen; nur wenn sie durch Wellenschlag, Strom oder ähnliches vom Boden ausgespült werden, suchen sie eine neue Stelle zum Eingraben zu finden. Auf Sandbänken in Prielausflüssen, wo der Strom häufig wechselt, wird man deshalb oft Cardiumfährten finden.

Der Verfasser hat mehrmals eine grosse Anzahl Cardien an einer Örtlichkeit auf der Buhnen-Linie ca. 50 m vom Nullpunkt isoliert; bei der ersten Flut gruben sich die Tiere ein und gediehen, von den wärmsten Monaten abgesehen, an dieser Stelle anscheinend gut;

trotz sorgfältiger Untersuchungen war es aber nicht möglich, bei diesen Tieren Wanderungen nachzuweisen; auch ca. 9 Monate nach der Übersiedlung wurde kein Tier ausserhalb des abgesteckten Gebietes gefunden. Man darf wohl deshalb annehmen, dass *Cardium* allerdings innerhalb enger Grenzen ihre Lage durch Umsiedlung verbessern kann, dass die Art aber als erwachsenes Tier sich auf keine aktiven Wanderungen einlässt, die für ihre Verteilung auf das Watt Bedeutung haben können.

Noch ortsgebundener scheinen die erwachsenen ***Macoma, Mya*** und ***Scrobicularia*** zu sein. Von Skalling liegen keine Beobachtungen über das Wandervermögen dieser Formen vor; von List geben aber Hagmeier und Kändler (1927, S. 8) an, dass an einer Stelle, wo eine Sandbarre über das Watt hinauswanderte und den Boden mit einer beträchtlichen Sandschicht bedeckte, war *Macoma* imstande, sich freizugraben und nach tieferen Stellen zu suchen, ähnliche Kriechspuren wie die der Cardien hinterlassend. Ebensolche Spuren von *Macoma* hat Mortensen (1922, S. 41) erwähnt. In demselben Gebiet war ein reicher Myabestand, der aber durch die Versandung ganz zugrunde gerichtet wurde, da die Tiere an derselben Stelle blieben. Der Verfasser hatte im Jahre 1934 Gelegenheit, diese Örtlichkeit zu sehen, wo eine Menge zusammengehörende Myaschalen noch in natürlicher Lage im Boden sassen.

Auch ***Hydrobia ulvae*** können keine aktiven Bewegungen von Bedeutung zugeschrieben werden; die Spuren der einzelnen Tiere sind ganz kurz und gewöhnlich stark gewunden (Abb. 111). Die Spurbreite beträgt etwa 1,5—2 mm und die Spuren erinnern übrigens hauptsächlich an die von *Littorina*.

Was schliesslich ***Corophium volutator*** betrifft, ist diese Art imstande, sowohl auf dem Boden umherzukriechen, solange dieser hinlänglich feucht ist (siehe Abb. 116), als auch bei Flut zu schwimmen. Das Tier ist aber kein beharrlicher Schwimmer, indem es aus eigener Kraft jedesmal nur einige Augenblicke schwimmt, um dann zu Boden zu sinken. Kriecht es auf dem teilweise trockenen Boden umher, hinterlässt es stark verschlungene Spuren, die nur selten eine grössere Länge erreichen. Auch Aquarienbeobachtungen (vgl. auch Wohlenberg, 1931, S. 15) lassen darauf schliessen, dass *Corophium* ein stark sedentäres Tier ist.

Im Vorstehenden wurde versucht, die aktiven Bewegungsmöglichkeiten der Tiere von dem darüber augenblicklich Bekannten aus zu beleuchten. Im grossen ganzen lässt sich sagen, dass die erwachsenen Faunaelemente (vielleicht mit Ausnahme von *Littorina* und gewissen Würmern) nicht aus eigener Kraft vermögen, solche Wanderungen zu unternehmen, die die Verteilung wesentlich ändern können. Dagegen ist mit Bezug auf gewisse Tierformen beobachtet worden, dass Hilfsmittel wie Strom und Wellenschlag, eventuell Wind und Eis allein oder durch die eigene Kraft der Tiere nachgeholfen merkbare Änderungen an der Verteilung der Faunaelemente verursachen können.

Einiger der wichtigsten, auf Skalling beobachteten passiven Transportmittel sei eine kurze Erwähnung getan.

In Verbindung mit besonders starkem Hochwasser wird der Gezeitenstrom eine solche Stärke erreichen können, dass er unter dem Beistand des Wellenschlages imstande ist, im Wattenboden zu erodieren, wodurch die oberflächennahen Formen freigespült werden können; dies gilt besonders von *Cardium*. Sobald diese Art entblösst, dem starken Strom ausgesetzt, liegt, wurde wiederholt beobachtet, wie sie um ihre Längenachse zu rotieren anfängt und mit einer Geschwindigkeit von einem bis zwei Meter die Minute über den Wattenboden gerollt wird; dass diese Behandlung sie aber keineswegs stört, ist daraus zu ersehen, dass sie immer noch die Siphonen ganz oder teilweise ausgestreckt hält. Auf diese Art und Weise können über weite Wattstrecken geradezu Massenwanderungen von Cardien stattfinden, die sich erst gerade

vor Ebbe, oder wenn sie sonst in ruhige Verhältnisse geraten, eingraben. Diese Transportweise scheint unter den Muscheln des Wattes für *Cardium* eigenartig zu sein, deren abgerundete Form sie dazu besonders befähigt; *Mytilus* kann dem nämlichen Vorgang ausgesetzt werden, die sonstigen Formen sind aber zu tief eingegraben und lassen sich unter allen Umständen nicht so leicht fortrollen.

Es ist eine gewöhnliche Erscheinung auch bei täglichem Hochwasser, *Hydrobien* zu Tausenden mittels des Fusses an der Unterseite der Wasseroberfläche der Flutwelle ganz unbeweglich hangen zu sehen. Auf diese Weise werden sie weite Strecken befördert, bis sie bei eintretender Ebbe oft in ganzen Säumen an der Marschkante oder in den Prielen abgelagert werden.

Auch der Wind kann direkte Bedeutung als Verbreitungsfaktor haben; in nicht ganz wenigen Fällen hat der Verfasser nämlich beobachtet, wie Corophien, die bei sehr windigem Wetter an die Oberfläche gekommen waren, vom Winde gepackt und fortgetrieben wurden; wenn sie in Tümpel geweht wurden, versuchten sie sich wieder einzugraben.

Fasst man die aktiven und die passiven Verbreitungsmöglichkeiten für die erwachsenen Individuen der Wattenfauna auf einmal zusammen, kann man als besonders ortsgebunden nennen: *Mytilus*, *Mya*, *Scrobicularia* und zum Teil *Macoma; Hydrobia* und *Cardium* werden imstande sein, auf rein passivem Wege in recht weitem Ausmass Ortsveränderungen vorzunehmen. Grössere Möglichkeiten sind Formen wie *Corophium*, *Pygospio*, *Nereis* und eventuell *Arenicola* gegeben, indem sowohl aktive wie passive Ortsveränderungen stattfinden können. Der Gipfelpunkt des aktiven Bewegungsvermögen wird bei *Littorina littorea* erreicht, welche Art in recht kurzer Zeit ihre Verteilung auf das Watt zu ändern vermag.

Ernährungstypen und Nahrung.

Betrachtet man die verschiedenen bei der Wattenfauna stattfindenden Formen für Nahrungsaufnahme, wird man die Arten in verschiedene Gruppen, je nach den bei normaler Nahrungsaufnahme an die vorhandene Wassermenge gestellten Ansprüchen, einteilen können. Eine derartige Einteilung, der hauptsächlich eine Betrachtung von dem Einfluss der Gezeitenbewegung und des Grundwasserstandes auf das Tierleben zugrundeliegt, wird in grossen Zügen die Fauna nach folgendem Schema verteilen:

A: Tiere, deren Nahrungsaufnahme wesentlich von den freien Wassermassen der Wasserbedeckungszeit abhängt.

B: Tiere, deren Nahrungsaufnahme hauptsächlich unabhängig von Trockenlage und Überflutung erfolgt.

1: Tiere, deren Nahrungsaufnahme fordert, dass der Boden mit einer ganz geringen Wasserschicht in Form von Tümpeln od. ähnl. bedeckt ist.

2: Tiere, die zur normalen Nahrungsaufnahme nur eine gewisse Feuchtigkeit im eigentlichen Bodenmaterial beanspruchen.

Diese Gruppen enthalten je spezielle Ernährungstypen, wenn auch schwer anzubringende Grenzfälle vorkommen können.

A. Die unter diese Gruppe gehörenden Arten nehmen alle das in den freien Wassermengen schwebende oder aufgeschlämmte Material auf: Plankton, Bodendiatomeen und De-

tritus; sie gehören somit alle unter die Hunt'schen »Suspensionfeeders« (1925), die Remane (1933) ferner in folgende Typen geteilt hat: 1. »Strudler«, die durch Wimperbewegungen das nahrungshaltige Wasser an den Mund einstrudeln, 2. »Filtrierer«, die mittels Borstenkämme od. ähnl. die Nahrungsteilchen des Wassers absieben. 3. »Sedimentierer«, die die absinkenden Nahrungspartikeln auf Tentakeln od. ähnl. passiv auffangen und sie darauf reinigen.

Im grossen ganzen gilt es von allen diesen Formen, dass sie kraft ihrer Ernährungsweise günstiger gestellt sind, je grössere, nahrungshaltige Wassermassen ihnen innerhalb gewisser Grenzen zur Verfügung stehen; die kleinen Gezeitentümpel werden als Nahrungsquellen für die vorhandene Individuenzahl dieser Typen lange nicht ausreichen können.

Während auf den Skallingwatten kein Vertreter der »Sedimentierer« gefunden wurde, ist von typischen »Filtrierern« einer zu nennen, und zwar *Balanus improvisus* auf den Mytilusbänken. Die grösste Anzahl »Suspensionfeeders« gehört aber in die Gruppe der »Strudler«, die durch die Muscheln: ***Mytilus edulis, Cardium edule*** und ***Mya arenaria*** vertreten wird.

B. In diese Gruppe gehören Formen, die unter gewissen Bedingungen auch imstande sind, die Trockenlage des Wattes zur Nahrungsaufnahme auszunützen; es handelt sich um Formen, die in der Hauptsache vom Boden- und Oberflächenmaterial leben (die letzteren werden nach Hunt (1925) »Depositfeeders« genannt).

B 1. Da auf grossen Wattstrecken, nachdem das Wasser abgelaufen ist, zurückstehende Tümpel von 1—5 cm Tiefe mit höherliegenden Gebieten abwechseln (siehe z. B. Abb. 103 u. 107) bieten sich denjenigen Ernährungstypen, die bei der Nahrungsaufnahme nur solche geringen Wassermengen brauchen, sehr günstige Bedingungen, und zwar auf längere Zeit als die, welche an derselben Stelle den »Suspensionfeeders« zur Verfügung steht. Als gute Vertreter eines solchen Ernährungstyps seien die Muscheln ***Macoma baltica*** und ***Scrobicularia plana*** genannt, die unter den erwähnten Bedingungen durch ihre langen, beweglichen Einsaugesiphonen imstande sind, den Wattenboden in ihrer Nähe abzusuchen (vgl. S. 46); durch den dünnwandigen Sipho hindurch kann man sehen, wie Oberflächenmaterial mit Detritus, Diatomeen, gestrandetem Plankton und Sandkörnchen in die Tiefe des Tieres eingesogen wird, wo die feineren Bestandteile in den Mund geführt werden, während gröberes Material durch die Kontraktion der Schliessmuskeln mit kurzen Zwischenräumen wieder nach der Oberfläche befördert wird (vgl. Blegvad, 1914, S. 61).

Die beiden erwähnten Muscheln rechnet Remane zu dem Ernährungstyp der »Taster«, dessen charakteristische Eigenschaft darin besteht, dass er mittels Fangfaden, Tentakel od. ähnl. die Oberfläche nach Nahrung absucht. Dass aber nicht alle Tastertypen von der Wasserbedeckung des Bodens abhängig sind, wird unter nachstehenden Gruppen erwähnt werden (B 2).

An Stellen mit ruhigen Bodenverhältnissen und beständigeren Gezeitentümpeln kommt die in der Faunaliste erwähnte Art, *Actinia undata*, recht zahlreich vor, die sich nach Aquarienbeobachtungen des Verfassers zu urteilen von Raub ernährt.

B 2. In diese Gruppe, die bei normaler Nahrungsaufnahme nur im eigentlichen Wattenboden einen gewissen Feuchtigkeitsgrad ohne das Vorhandensein von Tümpeln fordert, gehören hauptsächlich Formen, die nach Hunt als »Depositfeeders« bezeichnet werden können.

Einige dieser »Depositfeeders« sind imstande, das Bodenmaterial vor der Aufnahme zu sichten, während andere es unsortiert verzehren. Zu diesen letzteren, die oft »Bodenfresser« genannt werden, gehören Formen wie ***Scoloplos armiger, Heteromastus filiformis*** und ***Arenicola marina;*** was die beiden ersteren betrifft, liegen keine genaueren Berichte über ihre

Ansprüche bei der Nahrungsaufnahme vor, mit Bezug auf *Arenicola* hat es sich aber herausgestellt, dass der Feuchtigkeitsgrad der oberen Sandschichten während der Ebbe bei der Nahrungsaufnahme augenscheinlich eine wesentliche Rolle spielt (über die Bildung der Röhre und des Trichters sowie ihre Beziehung zur Ernährungsweise wird auf S. 42 hingewiesen). Wenn dem Oberflächenmaterial in einer Tiefe von ca. 5—10 cm das freie Wasser entzogen wird, verändert sich die Viscosität des Sandes derart, dass er während der Nahrungsaufnahme des Wurms nicht durch die Saugsäule hinabsinken kann. Die Nahrungsaufnahme sowohl wie das Ausstossen des Kots werden an solchen Örtlichkeiten recht schnell aufhören, wie es im inneren Abschnitt der Buhnen-Linie von 50—100 m v. 0′ während der Trockenlage beobachtet werden kann (vgl. S. 20). Von 200 m v. 0′ und weiter hinaus, wo der Boden andauernd feucht ist, wird man dagegen während der ganzen Trockenlage Absinken von Material und immer frischen Kot sehen. Ein anderes Beispiel von den Schwierigkeiten der erwachsenen Sandwürmer bei erniedrigtem Feuchtigkeitsgrad in den Oberflächenschichten des Bodens lässt sich beobachten, wo der Boden schwach wellenförmig ist, wie z. B. 150 m v. 0′ auf der Buhnen-Linie und ein wenig von der Marschkante auf der Lager-Linie, wo das Oberflächenmaterial der Sandbänke bei Ebbe recht trocken wird; an diesen Stellen ist der Sandwurm auf den höherliegenden Bänken in äusserst geringer Anzahl vorhanden oder fehlt ganz (Abb. 102 u. 108), während er in den dazwischenliegenden feuchten Niederungen zahlreich vorkommt. Wenn dagegen die Sandbänke, wie auf der Fernsprechhaus-Linie bei etwa 300—500 m v. 0′ beobachtet, sich hinlänglich feucht halten, ist kein deutlicher Unterschied zu sehen (Abb. 107), (vgl. S. 21).

Als eine Übergangsform zwischen den unsortierenden und den selektiveren »Deposit-feeders« ist ***Nereis diversicolor*** zu nennen, der teils unsortiertes Bodenmaterial fressen kann, aber auch recht oft grössere und kleinere Oberflächenorganismen sowohl pflanzlicher wie tierischer Art (Algenstückchen, kleine Krebse und Muscheln) verzehren zu können scheint. Wegen dieser Allseitigkeit ist er vorzüglich ausgestattet, um in allen Wattenzonen zu gedeihen.

Von den selektiveren Formen sei zuerst ***Littorina littorea*** genannt, welche die Diatomeenüberzüge frisst und die Fucuspflanzen abweidet; sie frisst sowohl bei Flut als bei Ebbe, wenn nur nicht die Oberfläche zu trocken wird.

Eine ähnliche Ernährungsweise hat ***Hydrobia ulvae,*** die besonders die die höchstliegenden Teile der Wattstrecken durchwebenden Grünalgenfaden zu fressen scheint. Im Gegensatz zu *Littorina* lebt *Hydrobia* oft an Stellen, wo der Boden in der Oberfläche ziemlich trocken werden kann; geschieht dies, bricht das Tier doch die Nahrungsaufnahme ab und gräbt sich ein.

In ungefähr demselben Gebiet wie Hydrobia leben noch zwei Formen, die wegen ihrer dichten Röhren dem Austrocknen des Bodens widerstehen können; es sind dies *Pygospio elegans* und *Corophium volutator.*

Pygospio ist infolge seiner Ernährungsweise ein »Taster«; man kann sehen, wie der Wurm mittels der Bewegungen seiner langen Tentakel und durch den Wimperstrom längs derselben kleine Teilchen an den Mund führt, wo sie auf das sorgfältigste abgeputzt und dann wegbefördert werden; Diatomeenbewuchs sowie Grünalgenstückchen scheint der Wurm besonders zu fressen. Die Nahrungsaufnahme erfolgt am regsten unter dem Vorhandensein von Wasser, sind aber nur die Oberflächenschichten hinlänglich feucht und weich, wird man sehen können, wie der Wurm sich aus der Röhre herausstreckt und nach Nahrung sucht. Werden die Oberflächenschichten wegen Trockenheit zu hart, zieht er sich doch in die Röhre ganz zurück.

In bezug auf Nahrungsaufnahme ist ***Corophium*** etwas robuster; während der Trockenlage erscheint das Tier in der einen Röhrenmündung und scharrt mit seinen beiden

langen Antennen Oberflächenmaterial an sich, das es darauf in der Röhre einer weiteren Behandlung unterzieht, und zuletzt wird die Röhrenmündung den Mittelpunkt eines 10—20-strahligen Sterns bilden; solche Sterne von ca. 20—25 mm im Durchmesser werden immer die Anwesenheit der Corophien verraten. Wo Corophium auf einem algendurchsponnenen Boden lebt (Abb. 114), kann das Tier keine Sterne bilden, und man wird nur die einfachen Röhrenmündungen sehen; bei der Nahrungsaufnahme muss es an solchen Stellen darauf angewiesen sein, kleinere Stückchen mit Diatomeen und Algen loszureissen.

Bei starkem Austrocknen der Oberfläche hören Nahrungseinsammlung und Sternenbildung auf, und *Corophium* lebt von den schon angesammelten Rücklagen. Wenn die Flutwelle kommt, sieht man das während der Nahrungsaufnahme übriggebliebene Material (Sand u. ähnl.) sowie Kot aus der dem Sterne entgegengesetzten Ausstossöffnung herausschiessen, als erfolgte eine kleine Explosion. Dass *Corophium* bei Flutzeit die Röhre verlassen und auf der Oberfläche Nahrung suchen kann, ist oft beschrieben worden (Mortensen, 1900, Hart, 1930), nach Aquarienuntersuchungen scheint doch eine grosse Anzahl der Tiere auch bei Flut im Boden zu bleiben (vgl. Trusheim 1930, und Wohlenberg 1931).

Nach der hier erwähnten Ernährungsweise wird es angemessen sein, *Corophium* zu der Tastergruppe zu zählen; bei Flut kann das Tier aber zugleich als »Filtrierer« auftreten, indem es in seiner Röhre sitzend mittels der Pleopoden einen Wasserstrom an den die Nahrung absiebenden Mundwerkzeugen vorüberfliessen lässt. Auf dieser letzteren Grundlage hat Remane (1933) *Corophium* ausschliesslich zu den »Filtrierern« gezählt, während Hart (1930) auf die zuerst erwähnte Ernährungsweise ein besonderes Gewicht legt und somit die Art der Tastergruppe zurechnet.

Die Frage über die Nahrung der Tiere ist als eine der fundamentalsten zu betrachten; im Vorstehenden ist aber auf die Nahrung der einzelnen Arten nicht näher eingegangen, da diese Frage augenblicklich als höchst ungeklärt bezeichnet werden muss; die vielen geteilten Meinungen hierüber (vgl. z. B. Blegvad, 1914; Hunt, 1925; Yonge, 1926) lassen sich anscheinend nur durch eingehende experimentelle Untersuchungen über die Wachstumsverhältnisse der verschiedenen Formen bei verschiedener Nahrung (Plankton, Bodendiatomeen, Detritus u. a. m.), und durch eine Auseinanderlegung der verschiedenen Enzymprozesse und Verdauungsmöglichkeiten abklären. Solange diese Untersuchungen nicht angestellt worden sind, lässt sich das Studium einer ganzen Reihe ökologischer Erscheinungen nicht weiterführen, und diese Aufgabe ist denn auch einer der hervortretendsten Punkte im weiteren Arbeitsprogramm des Verfassers. Viel deutet doch schon darauf hin, dass es nicht berechtigt ist, den Detritus als Grundnahrung der meisten, marinen Bodentiere anzusehen.

Eine Analyse von dem Mageninhalt u. ähnl. zum Vergleich mit dem Gehalt des Wassers und der Oberfläche an denkbar vorhandenem Nahrungsmaterial wurde auf Skalling versucht, da aber solche Untersuchungen so ziemlich nichtssagend sind, wenn sie einer experimentellen Grundlage entbehren, soll in dieser Beziehung nicht näher darauf eingegangen werden.

Unter den physikalisch-chemischen Faktoren wurden Verhältnisse bezüglich des Vorhandenseins von denjenigen Nahrungsquellen, die man zur Zeit am meisten berücksichtigt, ganz kurz erwähnt; von diesem aus lässt sich in den Hauptzügen sagen, dass die vorhandene Menge etwaiger Nahrung, sowohl Plankton, Bodendiatomeen u. ä., bis zu einem gewissen Grade das Auftreten, die Individuenzahl und die Grössenverhältnisse der Tiere auf den Watten zu beeinflussen scheint. Derartige Beziehungen werden in einem späteren Abschnitt erwähnt werden (S. 74).

Wird man die untersuchten Wattenfauna in das oben gegebene Schema einpassen kann es folgendermassen getan werden:

A. Formen, welche von der im freien Wasser schwebenden Nahrung leben: *Cardium*, *Mytilus*, *Mya* und *Balanus*.

B 1. Formen die auch während der Trockenlage in Gezeitentümpeln u. ähnl. sich von der am Boden befindlichen Nahrung ernähren: *Macoma*, *Scrobicularia*, *Petricola*.

B 2. Formen, die unabhängig davon, ob die Oberfläche wasserbedeckt ist oder nicht, wenn nur der Boden bis zu einem gewissen Grade mit Wasser gesättigt ist, ihre Nahrung aufnehmen: *Arenicola*, *Nereis*, *Scoloplos*, *Heteromastus*, *Pygospio*, *Littorina*, *Hydrobia*, *Corophium*.

Wo ein Raubtier wie *Nephthys* eingereiht werden soll, ist augenblicklich nicht ganz klar; es scheint doch eine nicht zu geringe Wasserbedeckung zu fordern.

Obgleich es augenblicklich nicht möglich ist, sich über die Art der Nahrung mit Sicherheit auszusprechen, wird diese Einteilung doch zur Verständnis einiger im Nachstehenden vorgebrachten biologischen Fragen beitragen können (Verbreitungsverhältnisse, Wachstumsverhältnisse u. a. m.).

Es wird ferner klar sein, dass die drei Ernährungstypen, in welche die Wattenfauna oben eingeteilt wurde, zusammen gute Bedingungen haben werden, einen sehr grossen Teil der auf dem Watt verschiedentlich vorkommenden Nahrung auszunützen.

DIE RESPIRATIONSVERHÄLTNISSE DER WATTENFAUNA.

Über marine Tiere liegen nur noch ziemlich spärliche physiologische Untersuchungen vor; es gilt dies auch für die Respirationsverhältnisse.

Eine Übersicht über die Grundlage solcher Studien ist von KROGH (1916) gegeben worden, und für aquatische Kaltblüter hat neulich RAFFY (1933) die vorliegende Literatur gesammelt und mit eigenen, eingehenden Untersuchungen verglichen; es soll deshalb auf die Literatur hier nicht näher eingegangen werden. Nur einzelne Arbeiten, die von speziellerem Interesse sind, werden unten besprochen werden.

Wegen der Gezeitenbewegung wird das Respirationsmilieu auf den Watten für eine Reihe Tierformen durchgreifenden Schwankungen unterworfen sein. Für die oberflächennahen Formen kann es ein vollständiges Wechseln zwischen Meerwasser und atmosphärischer Luft bedeuten. Nach den bisherigen Feststellungen hat das über den Watten auf Skalling stehende Meerwasser in der Regel einen reichlichen Sauerstoffgehalt, wenn es auch gegen Ende der Wasserbedeckungszeit auf ein Sättigungsprozent von 60—70 herabsinken kann.

Ausser diesen beiden stärker hervortretenden Umständen sind noch die eigenartigen Respirationsbedingungen zu erwähnen, die im eigentlichen Wattenboden mit dem immer sauerstoffarmen Grundwasser vorhanden sind. Im Gegensatz zu den Verhältnissen an der Oberfläche ist der Zustand im Wattenboden beständiger, wenn man auch von der Möglichkeit nicht absehen kann, dass im Anschluss an die Gezeitenbewegung Änderungen im Grundwasser stattfinden können (vgl. S. 23).

Wie es aus dem Abschnitt über den Gehalt des Bodens an Sauerstoff und Schwefelwasserstoff (S. 24) hervorgehen wird, hat der Sauerstoffgehalt im Grundwasser auf der Buhnen-Linie einen Sättigungsgrad zwischen 5 und 28 % (0,5—2,7 mg/L bei ca. 10°), während die Werte auf der Fernsprechhaus-Linie durchschnittlich ein wenig höher liegen (14—42 %); von der wärmsten Jahreszeit liegen doch keine ganz zuverlässigen Messungen vor.

Bei einer orientierenden Analyse von den Respirationsverhältnissen der Wattenfauna wird es demnach natürlich sein, die Sauerstoffaufnahme der Tiere in sauerstoffgesättigtem Meerwasser, in atmosphärischer Luft und in sauerstoffarmem Wasser zu untersuchen. Solange aber die Frage über den Sauerstoffgehalt des sowohl vom eigentlichen Boden wie von den Röhren der verschiedenen Tierformen stammenden Grundwassers nicht völlig klargelegt worden ist, wird es doch nicht möglich sein, aus den Versuchen über die Sauerstoffaufnahme der Tiere in sauerstoffarmem Wasser weitergehende Schlussfolgerungen zu ziehen; in dieser Arbeit wurden deshalb solche Analysen nur mit Bezug auf ein paar Arten unternommen.

Unter den Tierformen, für welche das Grundwasser bei der Respiration eine wesentliche Rolle spielen muss, sind zunächst *Scoloplos*, *Heteromastus* und *Nephthys* zu nennen, deren

Röhren allem Anschein nach kein Wasser enthalten, das im Sauerstoffgehalt von dem des Grundwassers besonders abweicht (vgl. S. 42). Demnächst lässt sich denken, dass die in den Boden eingegrabenen Formen, deren Röhren immer an die Oberfläche führen und gewöhnlich mit Oxydierungsmänteln versehen sind, während der Ebbe doch auf den im Grundwasser befindlichen Sauerstoff angewiesen sind; ob die Sache sich so verhält, oder ob die Tiere während der Ebbe imstande sind, das in den Röhren zurückstehende Wasser in Zirkulation zu setzen, sodass sie immer aus der Atmosphäre Sauerstoff aufnehmen können, ist noch nicht gelungen, ins klare zu bringen; in gewissen Fällen scheint eine derartige Bewegung jedoch stattzufinden, so z. B. beim Sandwurm. Nach den bisher gewonnenen Ergebnissen scheint es doch möglich, die von Krogh (1935) für Winkler-Analysen konstruierten Spritzen derart zu modifizieren, dass man die erwünschten Ergebnisse wird erzielen können.

Einzelne Beobachtungen über die Respirationsverhältnisse in sauerstoffarmem Wasser wurden an *Mya* gemacht. In einer Flasche, deren Stöpsel mit Löchern für eine zuleitende und

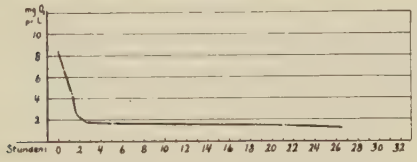


Abb. 21. Siehe den Versuch S. 60.

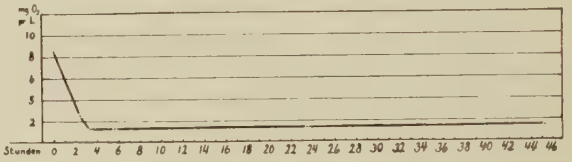


Abb. 22. Siehe den Versuch S. 60.

eine ableitende Röhre versehen war, wurden eine recht beträchtliche Anzahl Individuen angebracht, und zwar so viele, dass sie ca. $^1/_3$ des Behältervolumens in Anspruch nahmen. Die Flasche wurde mit frischem Meerwasser gefüllt, zugepfropft und im Wasserbad von konstanter Temperatur (20°) angebracht. Die eine der beiden Röhren konnte mit den vorerwähnten Analysenspritzen direkt in Verbindung gesetzt werden; mit Zwischenräumen von 20—30 Minuten wurden vom Wasser im Tierbehälter Proben genommen, während gleichzeitig durch die andere Röhre des Behälters eine entsprechende Wassermenge von bekanntem Sauerstoffgehalt zum Ersatz zugeführt wurde.

Auf diese Weise konnte man ein stetes, gleichmässiges Fallen der Sauerstoffmenge nach Massgabe der Sauerstoffaufnahme der Tiere im Versuchsbehälter beobachten. Auf Abb. 21 ist das Abnehmen der Sauerstoffmenge bei einem solchen Versuch angegeben worden; das charakteristische an der Kurve ist, dass sie zuerst einen ziemlich starken Fall zeigt, bis die Sauerstoffmenge in ca. 2 Stunden auf 2 mg/L herabgesunken ist; darauf fällt sie ganz sanft, indem die Sauerstoffmenge im Laufe der nächsten 24 Stunden nur um ca. 0,7 mg abnimmt. Während der ganzen letzteren Periode liegen die Tiere ganz still mit sehr weit ausgestreckten Siphonen und den Schalen weit aufgesperrt; die Mantelränder schliessen doch überal dicht zusammen. Bei ähnlichen Versuchen mit *Cardium* (Abb. 22) ergibt sich derselbe Kurvenverlauf.

Um die Verhältnisse während der beiden Phasen näher zu studieren, wurden Versuche mit einzelnen Individuen von *Mya* vorgenommen; das Tier wurde in natürlicher Lage in einer Küvette angebracht, deren Deckel aus einer starken, dünnen Gummimembrane bestand; in die eine Schale und in das Mantelblatt des Tieres war eine Öffnung geschnitten worden, durch welche eine kleine Glaskanüle gegen die Kiemen mit Richtung von Bauch- nach Rückenseite gerichtet wurde. Die Öffnung wurde darauf mit einer kleinen Glasplatte dicht zugedeckt. Zwei mit kleinen Recordspritzen verbundene Kanülen wurden durch die Gummimembrane hin-

durch in die Küvette geführt, sodass die eine mit der Kanüle an den Kiemen in Verbindung stand, während die andere gegen eine der Siphonenöffnungen des Tieres gerichtet werden konnte. Zu Beginn des Versuches wurde die Küvette mit frischem Meerwasser von bekanntem Sauerstoffgehalt gefüllt, und die Recordspritzen wurden mit einer Tuschlösung versehen.

Die Küvette und die Spritzen wurden auf einem geeigneten Gestell angebracht, und indem etwas Tusch in die Mantelhöhle eingespritzt wurde, konnte man durch ein Mikroskop beobachten, wie sich der Wimperstrom der Kiemen verhielt, so wie man auch durch ein vor die Siphonenmündungen gespritztes Tuschwölkchen die Wasserbewegungen beobachten konnte.

Anfangs wurden lebhafte Bewegungen sowohl über die Kiemen wie durch die Siphonen beobachtet, nach einiger Zeit stockte aber die Wasserbewegung durch die Siphonen ziemlich plötzlich, während die Wasserbewegung an der Aussenseite der Kiemen anscheinend ganz koordiniert innerhalb des Beobachtungsfeldes fortging. Sobald es sich mit Sicherheit feststellen liess, dass der Wasserstrom durch die Siphonen aufgehört hatte, wurde mit der Analysenspritze eine Probe des Versuchswassers genommen. Es ergab sich, dass der Sauerstoffgehalt etwa 1,5 mg per L. betrug. Darauf wurde langsam frisches Meerwasser hinzugetan, und bald kam die Wasserbewegung durch die Siphonen wieder in Gang; eine Analyse des Wassers zeigte dann ca. 2 mg Sauerstoff per L.

Diese Versuche zeigen also, dass die Sauerstoffaufnahme *Myas* in mehr als ca. 2 mg Sauerstoff per L. enthaltendem Wasser mit einer Geschwindigkeit, im Wasser von einem unter 2 mg per L. liegenden Sauerstoffgehalt aber mit einer anderen, beträchtlich geringeren Geschwindigkeit erfolgt. Der Unterschied scheint mit der Wassererneuerung durch die Siphonen in Verbindung zu stehen, während die Wasserbewegung über die Kiemen dieselbe zu bleiben scheint. (Dieselbe Unabhängigkeit ist vom Verfasser an isolierten Kiemen bei entsprechenden niedrigen Sauerstoffdrücken beobachtet worden). *Cardium* und wahrscheinlich auch *Macoma* und *Mytilus* verhalten sich im grossen ganzen wie *Mya*. Ähnliche Verhältnisse sind auch von anderen Untersuchungen her bekannt; hier können Studien von Austern (Galtsoff u. Whipple, 1931), *Calanus* (Marshall, Nicolls, Orr, 1935) sowie ältere Angaben über verschiedene andere Tiere genannt werden (Henze, 1910 u. a.). Die Grenze zwischen den beiden oben genannten Phasen ist augenscheinlich ein wenig verschieden bei verschiedenen Arten, wenn man auch den Einfluss der Temperatur berücksichtigt.

Wie der nähere Regulationsmechanismus bei diesen eigentümlichen Respirationsverhältnissen beschaffen ist, wäre bei dieser Gelegenheit zu weitläufig, einer genaueren Untersuchung zu unterziehen, bei weiteren Studien über die Wattenfauna und ihre Physiologie werden aber diese Frage und die daran anschliessenden biologischen Probleme von wesentlichem Interesse sein. Eigentümlich genug fällt der Sauerstoffgehalt des Grundwassers ungefähr mit dem Wert auf der Versuchskurve zusammen, bei welchem die normale Sauerstoffaufnahme *Myas* aufhört (1,5—2,0 mg/L.); sofern das Wasser in der Röhre der Muschel während der Ebbe nur unbedeutende Sauer stoffmengen aus der Atmosphäre aufnimmt, wird die Muschel also auf Respirationsbedingungen angewiesen sein, unter denen sie nur überaus geringfügige Sauerstoffmengen aufnehmen kann.

Dass sowohl *Mya* wie *Cardium*, *Macoma*, *Mytilus* und *Littorina* den Aufenthalt in sehr sauerstoffarmem Wasser vertragen können, wurde durch einige orientierende Versuche nachgewiesen; jede Art wurde einzeln in Flaschen wie die beim *Mya*-Versuch erwähnten eingeschlossen und auf mehrere Tage unter ständiger Überwachung beiseite gestellt (bei ca. 10°). Es ergab sich dann, dass nach sieben Tagen (nach fünf Tagen war der Sauerstoffgehalt tatsächlich

gleich 0) lebten alle Individuen von *Mya* und *Littorina* (die mit geschlossenen Deckplatten lagen) noch, während *Cardium*, *Mytilus* und *Macoma* Sterbeprozente von 50, 20 bzw. 4 aufwiesen; nach diesem Zeitpunkt setzte die Entwickelung von Schwefelwasserstoff ein; da waren alle Cardien und *Mya* gestorben, nur wenige *Mytilus* reagierten noch, während nur ca. 70 % von *Macoma* gestorben waren, und alle Littorinen lebten.

Ähnliche Versuche sind von Jacubowa & Malm (1931) in grösserem Ausmass ausgeführt worden; aus diesen geht hervor, dass *Cardium edule*, *Mytilus galloprovincialis* und *Nereis diversicolor* 5, 10 bzw. 10 Tage Aufenthalt in so gut wie sauerstofffreiem Wasser (bei 12°), einige Zeit sogar unter dem Vorhandensein von Schwefelwasserstoff überleben.

Versuche von Hecht (1932) zeigen, dass *Arenicola* und *Nereis* bei 10 % Sauerstoffsättigung noch gut gedeihen (bei 15—18°); in so gut wie sauerstofffreiem, nach Schwefelwasserstoff riechendem Wasser hält *Arenicola* ca. 5 Tage lang aus, während einzelne *Nereis* nach acht Tagen noch leben.

Jacubowa & Malm (1931) führen an, dass Formen wie *Corophium* bei eintretendem Sauerstoffmangel sehr schnell sterben.

Ohne mehreren Untersuchungen über diese Gegenstände näher nachzugehen, scheint es schon berechtigt hervorzuheben, dass die meisten der in den Boden eingegrabenen Wattenformen imstande sind, sich ziemlich lange Zeit unter fast anaeroben Verhältnissen durchzuhelfen. Dasselbe gilt auch von gewissen Oberflächenformen (besonders *Littorina*). Eine Ausnahme scheinen doch einige Formen im oberen Teil des Wattes zu bilden, indem *Corophium* und auch *Hydrobia*, nach ein paar orientierenden Versuchen zu urteilen, gegen Mangel an Sauerstoff und gegen Entwickelung von Schwefelwasserstoff recht empfindlich scheinen.

Für eine weitere Untersuchung über den genaueren Zusammenhang zwischen dem Durchhaltevermögen der Tiere in sauerstoffarmen Umgebungen und den äusseren Bedingungen des Lebensraumes scheinen sich somit mehrere interessante Verhältnisse darzubieten, aber wie oben gesagt, sind dazu vor allem genauere Aufschlüsse über die Sauerstoffverhältnisse im eigentlichen Wattenboden erforderlich.

Über die Respirationsmöglichkeiten mariner Tiere in atmosphärischer Luft liegt in der Literatur sehr wenig vor. Von französischer Seite sind doch einzelne Untersuchungen vorgenommen worden (Fischer, Duval & Raffy, 1931). Zur Orientierung hat der Verfasser deshalb mit ein paar Arten Versuche angestellt, indem die Sauerstoffaufnahme der Tiere sowohl im Wasser wie in der Luft untersucht wurde. Die Sauerstoffaufnahme im Wasser ist durch Winkleranalyse (mit Brombehandlung nach Alsterberg, 1926), die in der Luft durch den Mikrorespirationsapparat Krogh's (Krogh, 1914, a.) bestimmt worden.

Für die Versuche wurden vier Arten gewählt, die je zwei und zwei sowohl systematisch als auch hinsichtlich Ernährungsweise u. ähnl. nahe verwandt sind; die Arten sind *Cardium edule* und *Mya arenaria*, *Hydrobia ulvae* und *Littorina littorea*. Die Versuche wurden auf die Weise ausgeführt, dass zuerst die Sauerstoffaufnahme im Wasser in einer Periode von ca. zwei Stunden gemessen, und dann die Sauerstoffaufnahme in der Luft während eines fünf bis sechs Stunden dauernden Aufenthaltes bestimmt worden ist. In jede der beiden Perioden war der Stoffwechsel ziemlich konstant. Es sei vielleicht hinzuzufügen, dass nur sofern die Tiere sich während des Versuches ruhig verhielten und nach dem Versuch durchaus frisch waren, wurden die Ergebnisse hier mitgenommen. Zwecks Kontrolle ist mehrmals die Sauerstoffaufnahme im Wasser nach den Versuchen in der Luft gemessen worden. Alle Versuche fanden im Wasserbad bei ca. 20° statt. Die Ergebnisse werden aus der beigefügten Tabelle 10 hervorgehen.

Tabelle 10. Versuche über die Sauerstoffaufnahme in Meerwasser und atmosphärischer Luft.

Art	Versuch Nr.	Sauerstoffaufnahme in cmm		Aufnahme in Luft × 100 / Aufnahme im Wasser
		im Wasser	in Luft	
Cardium	I	85	58	ca. 68 %
	II	139	93	ca. 67 %
	III	64	26	ca. 41 %
	IV	302	90	ca. 30 %
Mya	I	84	30	ca. 36 %
	II	285	52	ca. 18 %
Hydrobia	I	154	66	ca. 43 %
	II	156	66	ca. 42 %
	III	136	46	ca. 30 %
	IV	138	39	ca. 28 %
Littorina	I	40	12	ca. 30 %
	II	38	11	ca. 29 %
	III	34	9	ca. 26 %
	IV	42	8	ca. 19 %

Wenn man im grossen ganzen die Muscheln untereinander und die Schnecken untereinander mittels des Durchschnitts der Versuchsergebnisse vergleicht, werden sich die Verhältnisse folgendermassen stellen:

Die Sauerstoffaufnahme in der Luft in Prozent von der im Wasser ausgedrückt:

Cardium ..... 51,5 %
Mya ..... 27,0 %
Hydrobia ..... 35,8 %
Littorina ..... 26,0 %

Demnach scheint zwischen dem Durchhaltevermögen der Tiere in atmosphärischer Luft und ihrer Verbreitung auf dem Watt ein gewisser Zusammenhang zu bestehen. Was *Cardium* und *Mya* betrifft, findet sich die erstere, ziemlich oberflächliche Form so weit innen wie bei 100 m v. 0′ auf der Buhnen-Linie, während die tieferliegende *Mya* schon ca. 200 m v. 0′ nicht mehr vorhanden ist und überhaupt nur selten in den oberen Teilen des Wattes vorkommt, in denen der Boden während der Ebbe sich mit Luft füllen kann. Ihre verschiedene Fähigkeit zur Sauerstoffaufnahme in atmosphärischer Luft steht ebenfalls mit gewissen anatomischen Verhältnissen in gutem Einklang, indem die Kiemen *Cardiums* so widerstandsfähig sind, dass sie bei einem Aufenthalt in der Luft nicht zusammenfallen (vgl. Johnstone, 1899), während die von *Mya* dünne, schlaffe Blätter sind, welche völlig zusammenklappen, wenn sie nicht vom Wasser umgeben sind (vgl. Yonge, 1923). Beide Arten nehmen doch Luft in die Mantelhöhle, wenn sie nur einige Zeit ausserhalb des Wassers liegen.

Das besondere Durchhaltevermögen *Cardiums* in atmosphärischer Luft ermöglichte zu der kühlen Jahreszeit einigen Exemplaren, die nach ca. 50 m v. 0′ auf der Buhnen-Linie,

wo die Art sonst nicht vorkommt, übersiedelt wurden, mit der an dieser Stelle 10-prozentigen Wasserbedeckung durchzukommen. Übrigens scheint *Cardium* während der Ebbe gewöhnlich Luft in die Mantelhöhle aufzunehmen, auch da wo das Tier nur auf kürzere Zeit der Lufteinwirkung ausgesetzt ist. Wenn die Flut kommt, geben die Cardien die Luft in kleinen, ein eigentümlich knatterndes Geräusch hervorbringenden Blasen ab (vgl. Wohlenberg, 1931, S. 18).

Ein ähnliches Verhältnis besteht offenbar auch zwischen *Hydrobia* und *Littorina; Hydrobia* findet sich vorzugsweise in Wattgebieten mit ca. 10–15 % Wasserbedeckung, während *Littorina* auf Skalling selten weiter innen, als wo das Wasserbedeckungsprozent 30 ist, angetroffen wird[1]).

Weitere Studien über die Respirationsverhältnisse der Wattenfauna werden gewiss mehr Übereinstimmungen zwischen den Verbreitungsverhältnissen der Tiere und ihrer Fähigkeit zur Sauerstoffaufnahme aus der atmosphärischen Luft an den Tag bringen; von besonderem Interesse wird eine bis in Einzelheiten gehende Klärung der Frage sein, ob die Arten in den obersten Teilen des Wattes (*Hydrobia, Pygospio* und *Corophium*) durchgehends günstiger gestellt sind als die Hauptmenge der in niedrigeren Höhenlagen lebenden Arten.

Obgleich mehrere der Tiere des Wattes immer unter Verhältnissen leben, die in Anbetracht der Wasserbedeckungszeit eher als Land denn als Meer bezeichnet werden müssen (die Wasserbedeckungszeit geht bis auf 10 % herab), stellt es sich also dennoch heraus, dass das Anpassungsvermögen hieran nicht grösser ist, als dass die Tiere im normalen Meerwasser immer noch ihre optimalen Respirationsverhältnisse haben.

Um den Stoffwechsel der einzelnen Arten unter optimalen Bedingungen beurteilen zu können, wurden eine ganze Reihe Versuche (im ganzen ca. 250) im Meerwasser durchgeführt, bei denen auf Grund der Winklerschen, mit Brombehandlung nach Alsterberg (1926) modifizierten Methode zur Sauerstoffanalysen Bestimmungen des Sauerstoffbedarfs in mg per kg per Stunde bei Temperaturen von etwa 2°, 10°, 20° und 28° für im ganzen 12 Arten vorgenommen wurden. Mit Bezug auf *Pygospio elegans* wurden die Untersuchungen doch mit einem ganz kleinen Respirationsapparat unternommen, der nach einem von Gerard & Hartline (1934) konstruierten Apparat gebaut war. Eine nähere Erklärung des Apparats und seiner Verwendung wird später erscheinen.

Das Tiermaterial für diese wie für die früher besprochenen Untersuchungen ist grösstenteils von den Watten in der Ho-Bucht und hauptsächlich von der Buhnen-Linie geholt worden. Ein paarmal sind Tiere aus Nyborg Fjord (*Mya, Cardium* und *Macoma*) verwendet worden, in dem Falle wurden aber die Ergebnisse mit Material aus den Watten nachgeprüft. Für die Versuche sind meistens erwachsene Exemplare verwendet worden, und die Schwankungen der Sauerstoffaufnahme in Verbindung mit der Tiergrösse sind nicht speciell berücksichtigt worden.

Der grösste Teil der unten angegebenen Analysen wurde in der Zeit vom 1.—8. April und vom 10.—20. Mai 1935 ausgeführt und durch bis auf den Sommer 1932 zurückgehende Untersuchungen ergänzt. Leider gestatteten die vorhandenen Bedingungen es nicht, das ganze Jahr hindurch mit regelmässigen Zwischenräumen Respirationsuntersuchungen durchzuführen, sodass die damit etwa verbundenen Schwankungen hier nicht näher besprochen werden können. Nach Untersuchungen über *Mytilus* von Bruce (1926) liegen die jährlichen Schwan-

[1]) Die hier untersuchten Littorinen wurden von der Buhnen-Linie ca. 350 m v. 0′ geholt; wie auch anderswo bemerkt (S. 51) scheinen Littorinen derselben Art von verschiedenen Höhenlagen physiologisch verschieden zu reagieren.

kungen der Sauerstoffaufnahme für diese Art bei ca. 10° so, dass das Maximum gegen März—April, das Minimum etwa im Monat Juli fällt. Die Verhältnisse sollten dann im Mai und vom November bis Februar ungefähr bei dem jährlichen Durchschnittswert liegen. Das Maximum und das Minimum liegen ca. 30 % vom Durchschnittswert entfernt. Bruce setzt die Schwankungen mit dem reproduktiven Zyklus in Verbindung, indem das Maximum kurz vor dem Laichen oder während desselben, das Minimum nach dem vollzogenen Laichen fällt.

In den vom Verfasser bisher vorgenommenen Untersuchungen sollten die gefundenen unten angeführten Werte der Sauerstoffaufnahme den Bruce'schen Anschauungen gemäss nur mit Bezug auf *Macoma* von den mutmasslichen jährlichen Durchschnittswerten wesentlich abweichen, indem diese Form in den Monaten April—Mai das Laichen eben begonnen hatte.

Während der Versuche wurde überwacht, dass der Sauerstoffgehalt in den Versuchsbehältern nicht zum Schluss unter die Hälfte oder das Drittel des Normalen gesunken war; um individuelle Schwankungen zu beseitigen, sind in allen Fällen bei jedem Versuch möglichst viele Tiere verwendet worden, für die grösseren ca. 10—50, für die kleineren ca. 100—250. Die Versuchstiere wurden immer durch allmähliches Angewöhnen den betreffenden Temperaturen angepasst, und es wurde nicht eher an die Versuche gegangen, als bis die Tiere jedenfalls ein paar Tage und Nächte hindurch bei der Versuchstemperatur in gut durchlüfteten Aquarien gestanden hatten. Widrigenfalls würde das Ergebnis davon beeinflusst werden. Da Narkotika nie verwendet wurden, sind die Werte durchschnittliche Ausdrücke für den Stoffwechsel bei einer gewissen Tätigkeit. Dies könnte Vergleiche zwischen den Arten erschweren, solange es sich aber nur um die Hauptzüge handelt, lässt sich das Material wohl hierzu verwenden.

Bei Vergleichen sind für Formen wie Würmer und Krebse Berechnungen auf Grund des Rohgewichts benutzt worden (d. h. auf Grund des Gewichts des Tieres, nachdem dies von anhaftendem Wasser befreit worden ist), während die Berechnungen für Muscheln und Schnecken in solchem Falle auf dem Gewicht der Weichteile fusst (der Kürze wegen organisches Gewicht genannt, d. h. Rohgewicht ÷ Schalen und freies Wasser in der Mantelhöhle).

Die Bestimmungen des organischen Gewichtes bieten gewisse Schwierigkeiten, da es nicht immer leicht zu entscheiden ist, wie viel Flüssigkeit dazu mitrechnen soll. Gewöhnlich wurde dieses Gewicht derart bestimmt, dass die Muscheln nach einem leichten Schnitt in die Schliessmuskeln geöffnet wurden, sodass die Flüssigkeit der Mantelhöhle ablief; darauf wurden die Weichteile mit der restlichen Flüssigkeit herausgeholt, in einem Glas angebracht und gewogen. Bei einer Bestimmung von dem organischen Gewicht *Littorina's* ist die Schale zerschlagen und das eigentliche Tier freigemacht worden. Dasselbe Verfahren wurde an *Hydrobia* verwendet, mit dieser Art ist es aber zugleich versucht worden, die Schale in 5—10 % Salzsäure aufzulösen; die beiden Methoden stimmen recht gut überein. Es ist doch wahrscheinlich, dass eben bei der Bestimmung des organischen Gewichtes Differenzen werden entstehen können, so wie sie z. B. zwischen den von Bruce vorgenommenen Bestimmungen des Stoffwechsels per organische Gewichtseinheit bei *Mytilus* und den entsprechenden Bestimmungen in dieser Arbeit zum Ausdruck kommen. Da alle Bestimmungen in dieser Untersuchung auf ein und dieselbe Weise ausgeführt worden sind, sollten die Schlussfolgerungen innerhalb des Materials doch wohl verantwortlich sein.

Die Ergebnisse der Analysen werden aus der beigefügten Tabelle 11 hervorgehen; die Tabelle gibt die durchschnittlichen Werte für die Sauerstoffaufnahme in mg per Stunde per kg Rohgewicht und organisches Gewicht an, so wie sie oben bestimmt worden sind.

Tabelle 11. Durchschnittliche Werte der Sauerstoffaufnahme pro kg/Stunde, in mg ausgedrückt.[1])

Art	2°		10°		20°		28°	
	Rohgew.	Org. Gew.	Rohgew.	Org. Gew.	Rohgew.	Org. Gew.	Rohgew.	Org. Gew.
Nereis	24	24	79	79	138	138	90	90
Nephthys	(16)	(16)	100	100	136	136	..	..
Pygospio	16	16	205	205	500	500	750	750
Arenicola	9	9	21	21	48	48	25	25
Hydrobia	10	35	50	180	140	490	260	930
Littorina	9	42	22	100	36	169	56	262
Mytilus	5	42	14	84	24	128	15	80
Cardium	3	30	11	91	24	188	?	?
*Macoma**) A	10	30	30	95	73	221	100	305
*Macoma**) B	10	35	24	76	40	125	96	295
Scrobicularia	16	32	31	62	20	40	87	174
Mya	5	15	10	32	16	57	20?	75?
Corophium	130	130	600	600	870	870	1040	1040

*) Messungen an Individuen während der Laichperiode (vgl. S. 65); A: 1.—8. April, B: 10.—20. Mai.

Aus diesen Zahlen wird hervorgehen, dass die Sauerstoffaufnahme per kg organisches Gewicht (= Rohgewicht für Würmer und Krebse) bei sozusagen normaler Aktivität in recht verschiedenem Niveau liegen kann. Am höchsten liegen die drei kleinen Formen aus dem inneren Teil des Wattes: *Corophium*, *Pygospio* und *Hydrobia;* sieht man von *Macoma* ab (vgl. oben S. 65), werden dann Oberflächenformen aus dem äusseren Teil des Wattes wie *Cardium* und *Littorina* nachfolgen. In nächster Reihe kommen *Nereis* und vielleicht *Nephthys*, und der folgende Platz ist entweder *Mytilus* oder *Scrobicularia* zu erteilen; an letzter Stelle stehen die beiden tief eingegrabenen Formen *Mya* und *Arenicola*.

Im grossen ganzen wird also eine gewisse Übereinstimmung zwischen der Lebensart der Tiere und dem hier beobachteten Sauerstoffverbrauch bestehen, die tätigen Oberflächenformen liegen am höchsten und naturgemäss werden die kleinsten Formen den verhältnismässig stärksten Umsatz haben. Von den Bodenformen können einzelne der lebhaftesten so hoch wie die Oberflächenformen gelangen, durchschnittlich liegen sie aber niedriger. Bei Betrachtung eines so verhältnismässig engen Bereiches wie des Wattes sind doch im Sauerstoffbedarf naheverwandter Formen keine grösseren Verschiedenheiten zu erwarten, und bei einer genaueren Analyse muss auch der geographischen Verbreitung der einzelnen Formen Rechnung getragen werden, was auf der hiesigen Grundlage zu weitläufig wäre.

Eine andere Einteilung lässt sich nach den Optimaltemperaturen vornehmen, bei denen die Tiere unter den gleichen gegebenen Umständen ihre höchsten Respirationswerte erreichen. Aus der Tabelle ist zu ersehen, dass die Sauerstoffaufnahme (pro org. Gewicht) von Formen wie *Pygospio*, *Hydrobia*, *Littorina*, *Scrobicularia* und *Corophium* anscheinend bei Temperaturen

[1]) Durch Multiplikation mit 0,71 in ccm umzustellen.

von etwa 28° noch steigend ist, wogegen *Nereis*, *Arenicola*, *Mytilus* und *Cardium* bei dieser Temperatur eine mehr oder weniger deutliche Depression zeigen, indem sie schon ihre Optimaltemperatur zwischen 20—28° erreicht haben. *Cardium* ist sogar so empfindlich, dass sie die zwei Tage Anpassung an die 28° nicht verträgt; die drei anderen Arten können aber auch unter denselben Verhältnissen einige Sterblichkeit zeigen. Ähnliche Beobachtungen in bezug auf Optimaltemperaturen sind auch von anderen Untersuchungen bekannt (Raffy, 1933 u. a.).

Betrachtet man dies alles in Beziehung zu der Verbreitung der Tiere auf dem Watt, erhellt daraus, dass jedenfalls die Tiere der höchstliegenden, bei Ebbe relativ trockenen Wattenzone (*Hydrobia*, *Pygospio*, *Corophium*) Optimaltemperaturen zeigen, die höher liegen, als die höchsten beobachteten Temperaturen der Wattoberfläche desselben Gebiets (vgl. S. 28); von den übrigen Arten zeigt die ausgesprochene Oberflächenform, *Littorina*, dasselbe, und es gilt auch von *Scrobicularia*, was doch vielleicht daraus zu erklären ist, dass diese Art im Gegensatz zu der übrigen Wattenfauna eine südlichere Form ist.

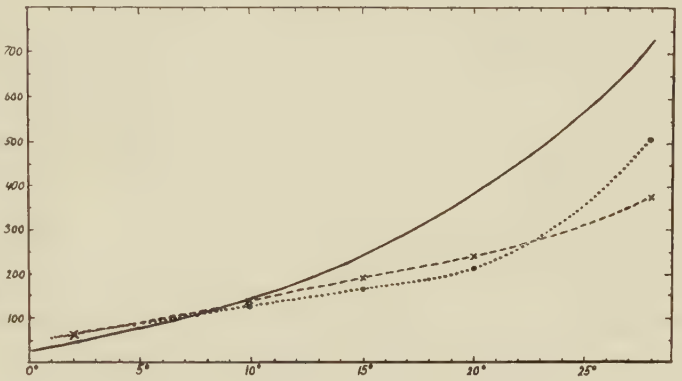


Abb. 23. Die gezogene Kurve bezeichnet die von Krogh ausgearbeitete Kurve über den Sauerstoffverbrauch (als Ordinate in ccm angegeben) gewisser Kaltblüter im Verhältnis zur Temperatur; ausserdem sind für *Macoma* (punktierte Linie) und *Littorina* (gestrichelte Linie) die entsprechenden Kurven eingezeichnet worden (vgl. S. 68).

Die übrigen Formen, *Nereis*, *Arenicola*, *Mytilus*, *Cardium*, deren Optimaltemperaturen zwischen 20—28° liegen, leben hauptsächlich in den tieferliegenden Teilen oder tieferen Schichten des Watts, wo die Maximaltemperatur des Bodens solche Werte nie erreicht. — Wahrscheinlich muss auch *Mya* zu dieser Gruppe gerechnet werden, denn selbst wenn ihr Durchsnittswert bei 28° ziemlich hoch liegt, sind die Einzelergebnisse so zerstreut, dass ihr Regulationsmechanismus offenbar schon unnormal reagiert. — Es ist versucht worden, Versuchstiere verschiedener Arten, die bei 28° eine Depression zeigen, wieder langsam zu 20° zurückzuführen; wenn die Sauerstoffaufnahme unter diesen Bedingungen gemessen wird, zeigt sie doch meistens niedrigere Werte als die normalen, und der Aufenhalt bei 28° scheint sie also irgendwie beeinträchtigt zu haben.

Bei der oben gegebenen Einteilung ist aus früher erwähnten Ursachen (Brutperiode, S. 65) *Macoma* ausser Betracht gelassen.

Über die Natur und Bedeutung der erwähnten Verhältnisse zwischen Temperatur und Sauerstoffaufnahme ist es wohl augenblicklich nicht möglich, etwas Näheres zu sagen, und die gewonnenen Ergebnisse lassen sich deshalb nur mit aller Vorsicht auf andere Gebiete überführen.

Wie vorstehend bemerkt, sind die Versuche ohne Narkotisierung durchgeführt worden. Da mehrere Arten sich doch während der Versuche auch ohne solche Massnahmen ganz ruhig verhalten, würde es von Interesse sein, ein paar der untersuchten Arten, deren Kurven am regelmässigsten liegen, mit der Krogh'schen Kurve (Krogh 1914, b) über die Verhältnisse zwischen Stoffwechsel und Temperatur bei gewissen Land- und Süsswasserkaltblütern (oder ähnl.) zu vergleichen.

Folgende Tabelle stellt die Werte der Sauerstoffaufnahme in ccm bei verschiedenen Temperaturen dar, so wie sie für die von Krogh angegebene Kurve und die erwähnten Arten liegen:

Tabelle 11. Durchschnittliche Werte der Sauerstoffaufnahme pro kg/Stunde, in mg ausgedrückt.[1])

Art	2°		10°		20°		28°	
	Rohgew.	Org. Gew.	Rohgew.	Org. Gew.	Rohgew.	Org. Gew.	Rohgew.	Org. Gew.
Nereis	24	24	79	79	138	138	90	90
Nephthys	(16)	(16)	100	100	136	136	..	..
Pygospio	16	16	205	205	500	500	750	750
Arenicola	9	9	21	21	48	48	25	25
Hydrobia	10	35	50	180	140	490	260	930
Littorina	9	42	22	100	36	169	56	262
Mytilus	5	42	14	84	24	128	15	80
Cardium	3	30	11	91	24	188	?	?
*Macoma**) A	10	30	30	95	73	221	100	305
*Macoma**) B	10	35	24	76	40	125	96	295
Scrobicularia	16	32	31	62	20	40	87	174
Mya	5	15	10	32	16	57	20?	75?
Corophium	130	130	600	600	870	870	1040	1040

*) Messungen an Individuen während der Laichperiode (vgl. S. 65); A: 1.—8. April, B: 10.—20. Mai.

Aus diesen Zahlen wird hervorgehen, dass die Sauerstoffaufnahme per kg organisches Gewicht (= Rohgewicht für Würmer und Krebse) bei sozusagen normaler Aktivität in recht verschiedenem Niveau liegen kann. Am höchsten liegen die drei kleinen Formen aus dem inneren Teil des Wattes: *Corophium*, *Pygospio* und *Hydrobia;* sieht man von *Macoma* ab (vgl. oben S. 65), werden dann Oberflächenformen aus dem äusseren Teil des Wattes wie *Cardium* und *Littorina* nachfolgen. In nächster Reihe kommen *Nereis* und vielleicht *Nephthys*, und der folgende Platz ist entweder *Mytilus* oder *Scrobicularia* zu erteilen; an letzter Stelle stehen die beiden tief eingegrabenen Formen *Mya* und *Arenicola*.

Im grossen ganzen wird also eine gewisse Übereinstimmung zwischen der Lebensart der Tiere und dem hier beobachteten Sauerstoffverbrauch bestehen, die tätigen Oberflächenformen liegen am höchsten und naturgemäss werden die kleinsten Formen den verhältnismässig stärksten Umsatz haben. Von den Bodenformen können einzelne der lebhaftesten so hoch wie die Oberflächenformen gelangen, durchschnittlich liegen sie aber niedriger. Bei Betrachtung eines so verhältnismässig engen Bereiches wie des Wattes sind doch im Sauerstoffbedarf naheverwandter Formen keine grösseren Verschiedenheiten zu erwarten, und bei einer genaueren Analyse muss auch der geographischen Verbreitung der einzelnen Formen Rechnung getragen werden, was auf der hiesigen Grundlage zu weitläufig wäre.

Eine andere Einteilung lässt sich nach den Optimaltemperaturen vornehmen, bei denen die Tiere unter den gleichen gegebenen Umständen ihre höchsten Respirationswerte erreichen. Aus der Tabelle ist zu ersehen, dass die Sauerstoffaufnahme (pro org. Gewicht) von Formen wie *Pygospio*, *Hydrobia*, *Littorina*, *Scrobicularia* und *Corophium* anscheinend bei Temperaturen

[1]) Durch Multiplikation mit 0,71 in ccm umzustellen.

DIE VERTEILUNG DER EINZELNEN ALTERSGRUPPEN VON *CARDIUM* UND *MACOMA* AUF DAS WATT.

In den beiden beigegebenen Tabellen (S. 70 u. 72) über *Cardium* und *Macoma* ist auf Grund der im Laufe von drei Jahren genommenen Proben die prozentische Vertretung der einzelnen Altersgruppen auf den vier Stationen 100, 300, 400 und 500 m v. 0′ der Buhnen-Linie angegeben worden. Die Teilung in Altersgruppen wurde durch Aufzählung der Winterringe unternommen, ein Verfahren, dessen Möglichsein Orton (1926), Stephen (1931 und 1932) u. a. durch eingehende Studien nachgewiesen haben. Mit Bezug auf die Frage über den ersten Winterring ist hier den Gesichtspunkten Stephens (1931) gefolgt, die am besten begründet scheinen und ausserdem durch das vorliegende Material bestätigt werden.

Die 0-Gruppe, zu der Junge vom Augenblick des Ansiedelns bis zur nächsten Brutperiode gezählt werden, wird in den Tabellen gesondert angegeben; ihre Individuenzahl wird auf jeder Station in Prozent des übrigen Bestandes (d. h. aller Jahresgruppen über 0′) derselben Station angeführt, und der Prozentsatz wird durch Unterstreichung hervorgehoben. Die übrigen Prozentsätze drücken je den Anteil anderer Altersgruppen an dem die 0-Gruppe an Alter übersteigenden Gesamtbestand der einzelnen Stationen aus.

Die Verhältnisse scheinen für *Cardium* am klarsten zu liegen; die Art wurde jedenfalls seit 1931 durch zwei von den Sommern 1928 und 1929 stammenden Altersgruppen ganz vorwiegend vertreten. Auf den Stationen 300, 400 und 500 m v. 0′ fällt die maximale Individuenzahl in allen Fällen auf die Jahrgänge 1928—1929; nur für die Station 100 m v. 0′ weicht das Verhältnis etwas ab, indem das Maximum hier auf andere Jahrgänge fallen kann. *Cardium* kann aber auch in einzelnen Proben von dieser Station ganz fehlen. Dieses Verhältnis ist zum Teil als ein Ausdruck der infolge der verwendeten Technik aus diesem armen Gebiet verfügbaren geringen Stückzahl aufzufassen, lässt sich aber auch, wie aus dem Folgenden erhellt, auf andere Ursachen zurückführen.

Auf keiner der vier Stationen wurden im Sommer 1932 Exemplare der 0-Gruppe nachgewiesen, es sei aber bemerkt, dass verschiedene Anfangsschwierigkeiten haben bewirken können, dass einzelne Exemplare etwa der Aufmerksamkeit entgangen sind, wodurch es sich erklären lässt, dass Individuen dieses Jahrganges im Jahre 1934 vereinzelt gefunden wurden. Im grossen ganzen war das Jahr 1932 doch ein Jahr so gut wie ohne jungen Nachwuchs.

Im Jahre 1933 hat dagegen ein ganz guter Brutfall stattgefunden (ca. 2—10 % des erwachsenen Bestandes); diese 0-Gruppe lässt sich aber nur auf der Station 100 m v. 0′ verfolgen, wo sie bis zum Frühling 1934 ziemlich vorherrschend bleibt, um dann abzusterben.

Die 0-Gruppe im Jahre 1934 ist die grösste bisher beobachtete (ca. 2—200 % des erwach-

Tabelle 12.

Tabelle über die prozentische Verteilung der verschiedenen Altersgruppen von *Cardium edule* auf die Stationen 100, 300, 400 und 500 m v. 0′ der Buhnen-Linie. In der Kolonne links sind die Zeitpunkte der Probeentnahmen angegeben; in acht der folgenden sind die verschiedenen Jahrgänge der Muschel (1927—1934) nach den Probestationen gruppiert. — Die Zahlen der 0-Gruppe (unterstrichen) sind in % des ganzen, übrigen, älteren Bestandes auf jeder Station berechnet. Die übrigen Zahlen zeigen für jede Zeitangabe wie viel Prozent die verschiedenen Altersgruppen vom Gesamtbestand (ausschliesslich der 0-Gruppe) der einzelnen Stationen betragen. — In den letzten zwei Kolonnen ist, um einen gewissen Eindruck von der Grösse des Materials zu geben, die Anzahl der untersuchten Individuen angeführt. Die tatsächlichen Zahlen kann man herausbekommen, wenn man in den später angegebenen Kurven die Werte pro m² mit den auf S. 79 ausgerechneten Reduktionsfaktoren zusammenhält. — In bezug auf das ursprüngliche Zahlenmaterial sei auf die Bemerkung S. 4 hingewiesen.

	1927	1928				1929				1930				1931	
	400	100	300	400	500	100	300	400	500	100	300	400	500	100	500
Sommer 1932	..	..	71,0	60,2	79,6	..	29,0	38,4	19,7	..	..	..	0,7	..	..
Sommer 1933	..	27,0	41,9	67,6	69,4	19,0	57,2	31,7	30,2	..	0,9	0,7	..	54,0	1,1
Herbst 1933	0,8	100,0	41,3	65,0	68,2	0	57,2	34,2	30,7	..	1,5	0	..	0	..
Frühling 1934	..	20,0	39,9	48,6	54,4	20,0	59,0	50,5	45,6	20,0	0,7	0,9	..	20,0	..
Sommer 1934	..	..	36,0	44,7	49,6	25,0	64,0	55,3	50,4	..	..	..	..	..	..
Herbst 1934	..	..	17,0	34,5	46,0	100,0	83,0	65,5	54,0	..	..	..	..	..	..

	1932				1933				1934				Anzahl Exemplare untersucht	
	100	300	400	500	100	300	400	500	100	300	400	500	0-Gruppe	älter als 0-Gruppe
Sommer 1932	0	0	0	0	..	..	..	..	..	..	..	..	?	247
Sommer 1933	0	0	..	..	10,0	2,2	7,0	1,7	..	..	..	..	7	607
Herbst 1933	0	0	..	..	127,0	..	..	..	..	..	..	..	1	489
Frühling 1934	20,0	0,4	..	..	500.0	..	..	..	..	..	..	..	5	688
Sommer 1934	75,0	..	..	..	..	..	..	..	25,0	10,3	212,0	1,9	510	410
Herbst 1934	..	..	..	..	..	..	..	..	0	2,7	23,3	..	9	96

senen Bestandes); sie lässt sich den Herbst 1934 hindurch auf den Stationen 300 und 400 m v. 0′ deutlich verfolgen, wogegen sie auf der 500 m-Station nicht wiedergefunden wurde. Im Frühling 1935 (am 1.—2. Mai) ist die 0-Gruppe nur 100 und 400 m v. 0′ vertreten (qualitative Beobachtungen).

Es ist sehr schwer, sich mit Sicherheit über die Ursache dieses Absterbens auszusprechen, es ist aber wahrscheinlich, dass ein grosser Teil der 0-Gruppe in der Konkurrenz mit den zahlreich vertretenen Erwachsenen unterliegen; den jungen Exemplaren wird einfach keine Ruhe zur Entwickelung gelassen, wenn ihnen z. B. jeden Augenblick die Gefahr droht, durch die Bewegungen der erwachsenen Tiere in den Schlamm hinabgedrückt zu werden, wie sie auch beständig einer über die Massen scharfen Nahrungskonkurrenz ausgesetzt sind. Die Frage wird denn nur: Wie viele Erwachsene dürfen unter den sonst gegebenen äusseren Bedingungen per m² vorhanden sein, damit die ganz jungen Tiere gedeihen können?

Eine erschöpfende Antwort kann hier nicht gegeben werden, aber so viel lässt sich sagen, dass da wo man auf dem Watt wesentlich mehr als ca. 1000 erwachsene Cardien per m^2 findet, scheinen nur sehr wenige Exemplare der 0-Gruppe unter sonst günstig anmutenden Bedingungen den ersten Winter zu überleben. Es kann deshalb nicht Wunder nehmen, dass so verhältnismässig viele Tiere der 0-Gruppe 100 m vom Nullpunkt längere Zeit aushalten als auf den anderen Stationen, trotzdem eine ganze Reihe äusserer Faktoren auf diesem hochliegenden Teil des Wattes sich negativ auswirkt; betrachtet man hier die Anzahl von Erwachsenen, wird man kaum über 100 per m^2 finden, während die anderen Stationen über 1000 haben. Eine Ausnahme bildet doch auch die Station 400 m v. 0′, auf der seit dem Sommer 1934 die Anzahl nahe an oder unter 1000 per m^2 liegt (vgl. Abb. 121).

Sieht man die Sache bei diesem Lichte, erklärt sich ganz natürlich auch das vorerwähnte Verhältnis, dass die Jahrgänge 1928 und 1929 vorherrschen. In dem sehr strengen Winter 1928—1929 wurde die Hauptmasse der Cardien zugrunde gerichtet (vgl. Blegvad, 1929), jedoch so, dass vorzugsweise die 0-Gruppe vom Jahre 1928 bewahrt worden war[1]). Durch diese Katastrophe wurde der Bestand des Wattes von erwachsenen Cardien erheblich herabgebracht, sodass die im Jahre 1929 angesiedelte Brut[2]) in der Konkurrenz hat standhalten können und zu einem Bestand herangewachsen ist, der gemeinschaftlich mit dem Bestand vom Jahre 1928 schon im folgenden Sommer hinlänglich kräftig war, um eine etwaige neue 0-Gruppe zu unterdrücken. Parallelen dazu werden u. a. aus gewissen schottischen Förden berichtet (Stephen, 1932, S. 62), wo der Winter 1928—29 eben dieselbe Wirkung mit Bezug auf ein Massensterben der Erwachsenen und einen grossen Anwachs von Jungen im folgenden Sommer hatte.

An Stellen in den schottischen Förden, wo der Bestand unter dem besagten Winter nicht gelitten hatte, fand dagegen im Laufe des Sommers 1929 kein besonderer Anwachs von der 0-Gruppe statt.

Ein anderes interessantes Verhältnis lässt sich aus der Tabelle 12 entnehmen; betrachtet man das Mengenverhältnis zwischen den Jahrgängen 1928 und 1929 auf jeder einzelnen Station, wird es augenfällig sein, dass die Prozentsätze des älteren Jahrgangs von Jahr zu Jahr abnehmen, dass aber die Verschiebung in allen Zonen des Wattes nicht gleich schnell erfolgt. Sieht man von der etwas unbeständigen 100 m-Station ab, stellt es sich heraus, dass das Maximum sich vom Jahrgang 1928 auf den Jahrgang 1929 verschiebt, und zwar auf der Station 300 m v. 0′ zwischen den Sommern 1932 und 1933, auf der Station 400 m v. 0′ zwischen dem Herbst 1933 und dem Frühling 1934 und endlich auf der 500 m-Station zwischen dem Frühling und dem Sommer 1934. Der Jahrgang 1928 hält also in den äusseren Wattgebieten am längsten aus.

Es liesse sich vielleicht denken, dass die Verschiebung in der Zusammensetzung des Bestandes das Ergebnis von der Tätigkeit verschiedener Raubtiere (Schollen u. a. m.) sein könnte, teils scheinen aber die Änderungen nicht besonders innerhalb der Jahreszeiten (vom April bis Oktober) zu erfolgen, wo z. B. der Raubfischbestand am grössten ist, und teils müsste man den Raubtieren ein besonderes Auslesevermögen zuschreiben, wenn sie imstande sein sollten, Änderungen wie die beschriebenen hervorzurufen; das letztere ist in dem hier in Frage kommenden Ausmasse von anderen Örtlichkeiten her nicht bekannt; im wesentlichen kann

[1]) Dass die 0-Gruppe eine solche Ausnahme bildet, wurde mit Bezug auf Muscheln und andere Tiere oft beobachtet (z. B. Blegvad, 1929, S. 52); es rührt vielleicht davon her, dass diese Gruppe nicht in demselben Masse wie die Erwachsenen durch die Bildung von Geschlechtsstoffen entkräftet wird.

[2]) Im äusseren Wattgebiet und in den tieferen Rinnen werden für die erforderliche Bruterzeugung genügend viele überlebende, laichreife Individuen vorhanden gewesen sein.

man deshalb den Einfluss der Raubtiere nur durch einen allgemeinen Rückgang des Bestandes oder gewisser Arten desselben spüren. Den oben behandelten Änderungen müssen deshalb andere Umstände zugrunde liegen, die im folgenden Kapitel erörtert werden.

Tabelle 13.

Tabelle über die prozentische Verteilung der verschiedenen Altersgruppen von *Macoma baltica* auf die Stationen 100, 300, 400 und 500 m v. 0′ der Buhnen-Linie. Signaturen u. ä. wie auf Tabelle 12.

	1927				1928				1929			
	100	300	400	500	100	300	400	500	100	300	400	500
Sommer 1932[1])	33,3	24,5	22,8	2,9	33,3	58,5	34,4	44,2	33,3	12,2	17,1	26,5
Sommer 1933	..	7,3	15,4	5,5	25,0	16,8	17,1	20,5	25,0	19,6	30,8	24,7
Herbst 1933	..	2,3	..	..	23,8	22,0	17,8	34,5	0	51,3	35,6	38,0
Frühling 1934	..	..	..	..	..	8,9	5,4	27,0	50,0	23,2	21,6	23,8
Sommer 1934	..	..	..	..	..	8,7	5,4	5,7	50,0	24,0	18,3	22,9
Herbst 1934	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..

	1930				1931				1932			
	100	300	400	500	100	300	400	500	100	300	400	500
Sommer 1932	0	0	5,7	20,6	0	2,4	0	0	197,2	43,2	18,0	3,3
Sommer 1933	12,5	27,0	17,1	17,7	0	22,0	8,5	27,4	37,5	7,3	11,1	4,2
Herbst 1933	19,1	12,2	24,4	20,6	23,8	12,2	15,5	6,9	33,3	0	6,7	0
Frühling 1934	16,6	30,4	21,6	19,5	16,8	26,7	37,9	20,2	16,6	10,8	13,5	9,5
Sommer 1934	25,0	6,4	22,4	17,2	25,0	17,3	20,2	25,7	..	19,6	21,9	25,7
Herbst 1934	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..	..

	1933				1934				Anzahl Exemplare untersucht	
	100	300	400	500	100	300	400	500	0-Gruppe	älter als 0-Gruppe
Sommer 1932	..	..	..	..	..	..	..	..	62	116
Sommer 1933	1125,0	725,0	478,0	65,3	..	..	..	..	151	177
Herbst 1933	231,0	18,8	5,0	0	..	..	..	..	13	134
Frühling 1934	116,2	18,8	0	7,0	..	..	..	..	12	163
Sommer 1934	..	24,0	11,8	2,8	1152,0	1300,0	973,0	296,0	1685	156
Herbst 1934	..	..	..	..	1000,0	354,0	831,0	200,0	193	(34)

Was *Macoma* betrifft, sind die Verhältnisse nicht so leicht, in allen Einzelheiten zu analysieren; ein Umstand tritt aber im Vergleich zu *Cardium* hervor: Alle Jahrgänge vom Jahre 1928 und vorwärts sind vertreten und über die verschiedenen Zonen des Wattes ziemlich

[1]) Für den Sommer 1932 sind in der Tabelle noch Exemplare von 1926 (400 m. v. 0′: 20 % und 500 m. v. 0′: 5,8 %) und 1925 (300 m. v. 0′: 2,4 %) hineinzufügen.

gleichmässig verteilt (Die Untersuchungen sind mit Ausnahme der 0-Gruppe nur bis Sommer 1934 einschl. durchgeführt worden).

Dies lässt sich nicht anders deuten, als dass eine regelmässige Ansiedlung von jungen Individuen stattgefunden hat, und da der *Macoma*-Nachwuchs zur Konkurrenz auf den Watten offenbar besser ausgestattet ist als z. B. *Cardium*, ist er imstande gewesen, sozusagen jedes Jahr dem Bestand an Erwachsenen lebenskräftige Erneuerung zuzuführen.

Prozentweise machen denn auch die beobachtete Grösse der 0-Gruppe von *Macoma* einen weit grösseren Teil des erwachsenen Bestandes aus, als was für *Cardium* der Fall ist (vgl. Tabelle 12 und 13), was alles in allem dazu beiträgt, das Bestehen der Art in diesen Gebieten zu sichern.

Die ältesten beobachteten Individuen von *Macoma* stammen von den Jahren 1925 bis 1927; die Individuen von 1925 und 1926 verschwinden schon zwischen den Sommern 1932 und 1933, während die von 1927 noch bis Winter 1933—1934 vertreten sind. Von den Jahrgängen 1928 und 1929 ist der letztere in den beobachteten Zeiträumen etwas stärker vertreten, was unter Bezugnahme auf die spärliche Vertretung älterer Jahrgänge darauf hindeuten könnte, dass der Eiswinter 1928—29 auch auf den Macomabestand, wenn auch in geringerem Ausmass als auf *Cardium*, eingewirkt hat.

WACHSTUMSVERHÄLTNISSE BEI *CARDIUM* UND *MACOMA*.

Wachstumsverhältnisse bei *Cardium* und *Macoma* sind schon von Stephen (1931) und zum Teil von Orton (1926) untersucht worden.

Durch das hier eingesammelte Material von *Cardium* und *Macoma* scheint es möglich, gewisse Seiten der Wachstumsverhältnisse in den verschiedenen Zonen der Skallingwatten zu analysieren. Die Verhältnisse lassen sich durch das vom Sommer 1932 bis zum Sommer 1934 auf der Buhnen-Linie gesammelte Material am besten beleuchten; nachstehende Messungen stammen deshalb lediglich aus dieser Probelinie. Für jeden Zeitpunkt ist die Anzahl der untersuchten Exemplare von den einzelnen Stationen durchschnittlich 10—20 pro Jahrgang für *Macoma*, 50—100 pro Jahrgang für *Cardium*.

Der Cardiumbestand des Wattes besteht, wie erwähnt, ganz vorwiegend aus den Jahrgängen 1928 und 1929, da aber die jüngere Gruppe während der Zeit vom Jahre 1929 bis 1932 die ältere sozusagen eingeholt hat (vgl. Orton, 1926, S. 256), ist es ohne besondere Hilfsmittel nicht möglich, das Mittel der Länge und des Gewichtes jedes Jahrganges zu bestimmen; wie im vorigen Abschnitt wurde das Material deshalb nach der Anzahl der Winterringe ausgelesen. Innerhalb der dermassen bestimmten Jahresgruppen wurden die einzelnen Individuen gemessen und gewogen, und auf Grund der errechneten Mittelwerte sind in den Kurven die vom Sommer 1932 bis zum Herbst 1934 auf den Stationen 300, 400 und 500 m v. 0′ erfolgten Längen- und Gewichtsvergrösserungen dargestellt worden (Abb. 24—27).

Diese Kurven können auf zweierlei Art betrachtet werden; einerseits kann man die Werte der beiden Jahresgruppen auf jeder einzelnen Station vergleichen; daraus wird hervorgehen, dass die Zahlen einander sehr nahe liegen, wenn auch die der älteren Gruppe im grossen ganzen ein bisschen über denen der jüngeren liegen. Andrerseits kann man die Individuen der einzelnen Jahrgänge von den verschiedenen Zonen des Wattes vergleichen, was ergeben wird, dass die Stationen 500, 400 und 300 m v. 0′ je ihren eigenen Bestand haben, der sich in bezug auf sowohl Länge wie Gewicht von denen der benachbarten Stationen recht scharf unterscheidet; die grössten und schwersten Individuen finden sich gewöhnlich an der Ebbelinie, die kleineren und leichteren in den höher liegenden Wattgebieten. Das Material von 100 m v. 0′ wurde in diesen Betrachtungen nicht mitgenommen, indem die für *Cardium* unbeständigen Verhältnisse in diesem Teil des Wattes eine Beurteilung unsicher machen (vgl. S. 88). Im grossen ganzen sind doch die Individuen dieser Station kleiner als auf den ausserhalb liegenden Stationen, zu denen die 200 m-Station einen gleichmässigen Übergang bildet.

Betrachtet man ähnlich die Kurven über die Längen- und Gewichtsvergrösserung von *Macoma* für die Jahrgänge 1928, 1929 und 1930 auf den einzelnen Stationen (Abb. 28—33), lassen sich unter den älteren Jahrgängen derselben Station sowohl in der Länge als im Gewicht

deutliche Unterschiede nachweisen. Im Gegensatz zu *Cardium* werden die Wachstumskurven desselben Jahrgangs auf den verschiedenen Stationen sehr dicht liegen und immer wieder ineinander übergreifen. Dies muss heissen, dass der einzelne Jahrgang im grössten Teil des

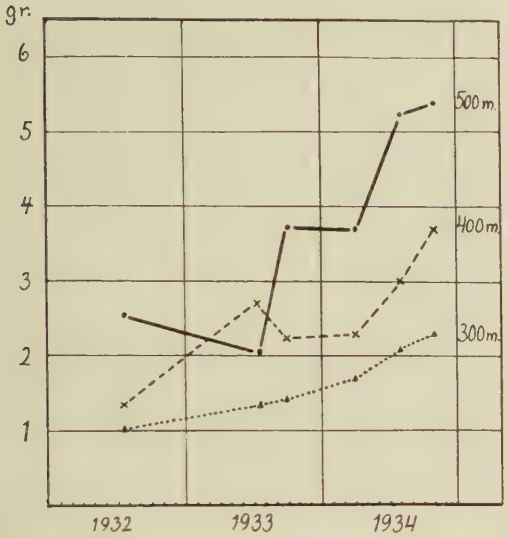


Abb. 24. Kurven über die Gewichtszunahme von *Cardium* per Individuum auf der Buhnen-Linie, 300, 400 und 500 m v. 0′ vom Jahre 1932—1934 (Jahrgang 1928).

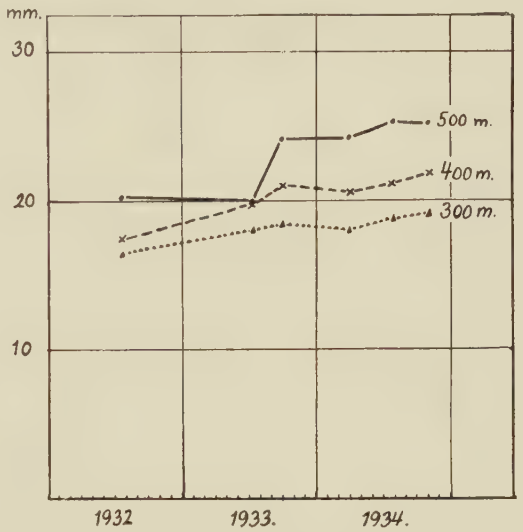


Abb. 25. Kurven über das Längenwachstum der *Cardien* per Individuum auf der Buhnen-Linie, 300, 400 und 500 m v. 0′ vom Jahre 1932—1934 (Jahrgang 1928).

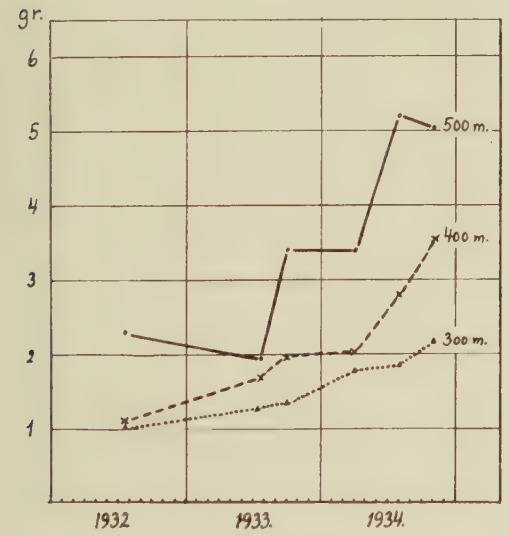


Abb. 26. Kurven über die Gewichtszunahme der *Cardien* per Individuum auf der Buhnen-Linie, 300, 400 und 500 m v. 0′ vom Jahre 1932—1934 (Jahrgang 1929).

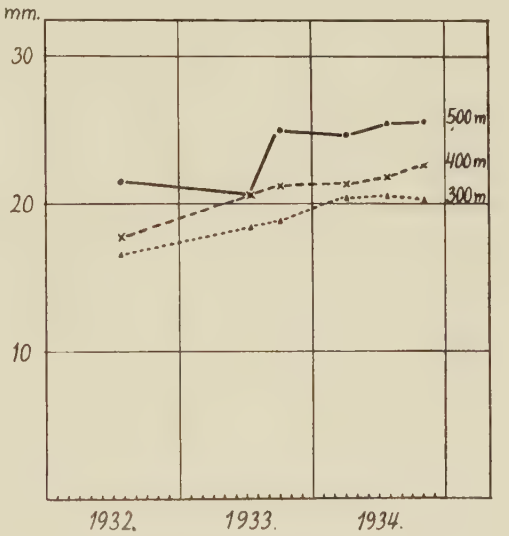


Abb. 27. Kurven über das Längenwachstum der *Cardien* per Individuum auf der Buhnen-Linie, 300, 400 und 500 m v. 0′ vom Jahre 1932—1934 (Jahrgang 1929).

Wattes in so gut wie gleicher Länge und gleichem Gewicht per Individuum vorkommt; eine Abweichung hiervon wird man erst innerhalb ca. 100 m v. 0′ finden, wo die Individuen gewöhnlich kleiner und leichter als weiter aussen sind; leider ist das Material von dieser Stelle so spärlich, dass eine Darstellung in Form von Kurven nur unvollständig wird.

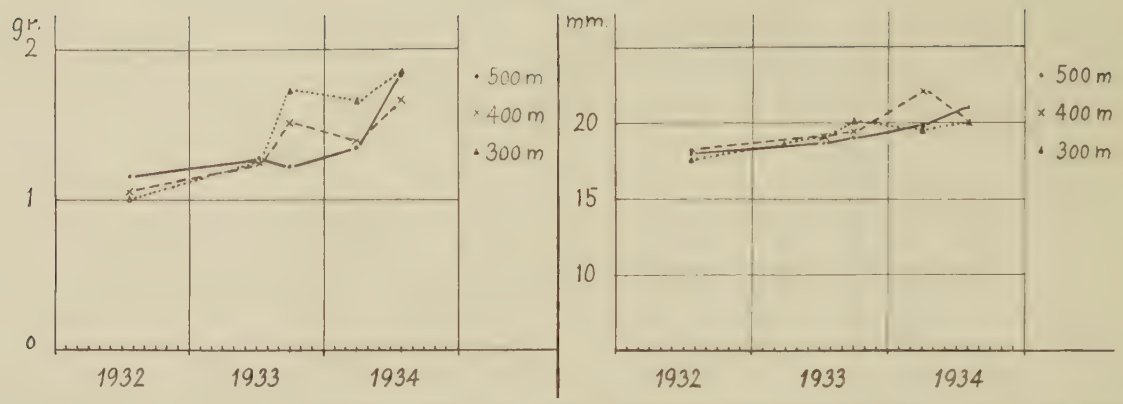


Abb. 28 (links). Kurven über die Gewichtszunahme von *Macoma* per Individuum auf der Buhnen-Linie, 300, 400 und 500 m v. 0′ vom Jahre 1932—1934 (Jahrgang 1928).

Abb. 29 (rechts). Kurven über das Längenwachstum von *Macoma* per Individuum auf der Buhnen-Linie, 300, 400 und 500 m v. 0′ vom Jahre 1932—1934 (Jahrgang 1928).

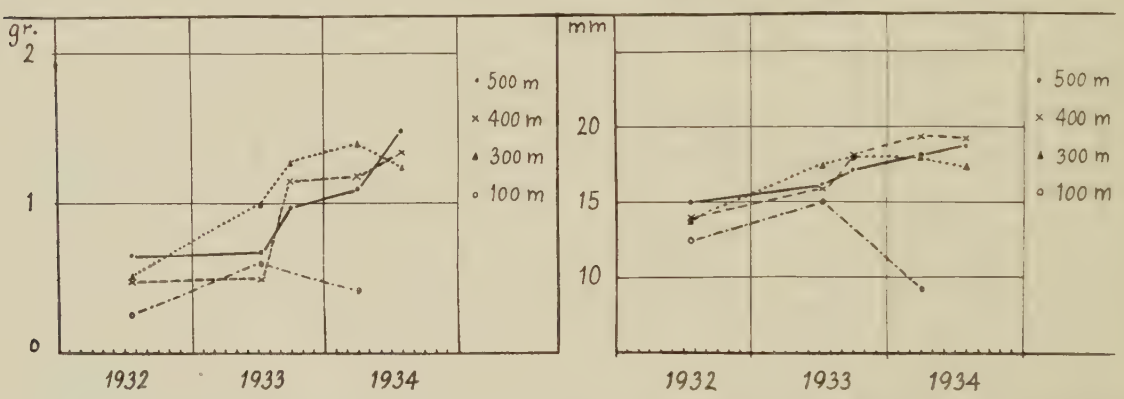


Abb. 30 (links). Kurven über die Gewichtszunahme von *Macoma* per Individuum auf der Buhnen-Linie 100, 300, 400 und 500 m v. 0′ vom Jahre 1932—1934 (Jahrgang 1929).

Abb. 31 (rechts). Kurven über das Längenwachstum von *Macoma* per Individuum auf der Buhnen-Linie 100, 300, 400 und 500 m v. 0′ vom Jahre 1932—1934 (Jahrgang 1929).

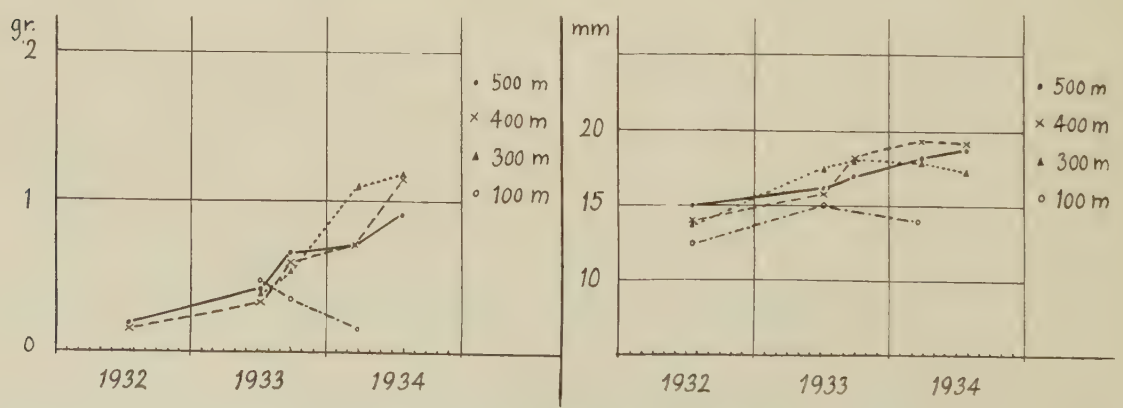


Abb. 32 (links). Kurven über die Gewichtszunahme von *Macoma* per Individuum auf der Buhnen-Linie 100, 300, 400 und 500 m v. 0′ vom Jahre 1932—1934 (Jahrgang 1930).

Abb. 33 (rechts). Kurven über das Längenwachstum von *Macoma* per Individuum auf der Buhnen-Linie 100, 300, 400 und 500 m v. 0′ vom Jahre 1932—1934 (Jahrgang 1930).

Vergleicht man den Kurvenverlauf für *Cardium* und *Macoma*, fällt es sogleich auf, dass die erstere Art nur einen geringen Unterschied zwischen den vertretenen etwas älteren Jahrgängen aufweist, während die verschiedenen Jahrgänge von *Macoma* auf derselben Station sich deutlich voneinander unterscheiden. Ferner tritt derselbe Jahrgang von *Cardium* in deutlich ungleichen Grössenklassen in den verschiedenen Zonen des Wattes auf, während derselbe Jahrgang von *Macoma* von der Ebbelinie bis zu 100 m v. 0′ fast ein und dieselbe Grösse hat. Soll man eine Erklärung dieses letzteren Verhältnisses suchen, liegt es nahe, es mit der verschiedenen Form der Nahrungsaufnahme der Arten in Verbindung zu setzen; *Cardium* ist als »Suspensionfeeder« von der mit den verschiedenen Stationen wechselnden Zeit der Überflutung direkt abhängig, während *Macoma* als »Depositfeeder« in der Hauptsache nur an die Verteilung der beständigeren Oberflächentümpel gebunden ist (vgl. S. 20 und 58).

Mit den im vorstehenden Abschnitt (S. 69) vorgebrachten Aufschlüssen zusammengehalten, lässt sich von den gewonnenen Ergebnissen sagen, dass sie die von Segerstråle (1927) aufgestellte Theorie nicht unterstützen, nach welcher die jugendlichen Stadien von *Macoma* hauptsächlich in den höher liegenden Gebieten vorkommen, von wo aus sie sich durch aktives Wandern nach tiefer liegenden Gebieten verbreiten und gleichzeitig an Grösse zunehmen. Auch nicht für *Cardium* scheint die Theorie zuzutreffen.

Da es nur in den Jahren 1933 und 1934 möglich war, Material von den verschiedenen Jahreszeiten einzusammeln, lässt sich über die Beziehung des Wachstums zu den Jahreszeiten nichts Allgemeingeltendes sagen, es muss doch wegen der Bildung der Winterringe von vornherein angenommen werden, dass der Winter wie für so viele andere Tiere eine Stillstandsperiode bezeichnet; dies kommt aber in den Kurven hauptsächlich nur für *Cardium* zum Ausdruck; die Gewichtskurve *Macomas* zeigt zwar etwas Ähnliches, das Längenwachstum sollte aber den Kurven nach im Winter nicht gehemmt worden sein. Die Sache verhält sich doch so, dass *Cardium*, als die Frühlingsprobe genommen wurde, noch nicht in wesentlichem Masse sein Wachstum beschleunigt hat, wogegen *Macoma* schon zu diesem Zeitpunkt einen breiten Rand aus ganz dünnem Material längs des gesamten Schalenumfanges gelegt hat. Diese Erklärung wird durch Beobachtungen vom Frühling 1935 unterstützt. *Macoma* sollte demgemäss schon etwa im März—April ein stärkeres Wachstum beginnen, während *Cardium* erst im Laufe vom April—Mai nachfolgt (vgl. Orton, 1926).

DIE VERTEILUNG DER FAUNA AUF QUERSCHNITTE DER WATTEN.

Da verschiedene dänische Verfasser früher Wattentypen von Örtlichkeiten in der Nähe von Skalling behandelt haben, wird es natürlich sein, die in diesen Arbeiten mit Bezug auf die Verteilung der Fauna auf Querschnitte des Wattes erzielten Ergebnisse zu betrachten.

Trotz einer in vieler Hinsicht eingehenden Schilderung gewisser Wattentypen an der Westküste von Slesvig behandelt Grove (1857) nicht die Wattenfauna auf eine solche Art und Weise, dass es die hier erwähnte Frage beleuchten kann, so wie auch die Untersuchungen Th. Mortensens in Ringköbing Fjord (1900) nicht auf eine derartige Beschreibung abzielen.

Erst als C. Wesenberg-Lund im Jahre 1904 seine Arbeit über die Naturgeschichte der Watten veröffentlichte, wurden diese Verhältnisse auf Grund von Untersuchungen auf den Watten an der Nord- und Ostküste Fanös gerade südlich von Skalling eingehend behandelt. Hier wurden die Sandwatten in einen *Arenicola*-Gürtel und einen *Corophium*-Gürtel zerlegt; der erstere für den niedrigerliegenden, der letztere für den höherliegenden Teil des Wattes charakteristisch. Vom *Arenicola*-Gürtel wird ferner *Cardium edule*, vom *Corophium*-Gürtel werden *Nereis diversicolor* und *Hydrobia* erwähnt.

In einer späteren Arbeit von Th. Mortensen (1922) wird dieser Zonierung der Fauna an den nämlichen und benachbarten Örtlichkeiten näher auf den Grund gegangen, indem es auf Grund von Aufzählungen angeführt wird, dass der *Arenicola*-Gürtel auch durch *Cardium edule* charakterisiert werden kann, während *Corophium* dann mit *Pygospio elegans* die Ehre teilen muss. Mortensen spricht deshalb von einem *Arenicola-Cardium*-Gürtel und einem *Corophium-Pygospio*-Gürtel. Mit dieser Einteilung als Ausgangspunkt werden im Folgenden die einzelnen Arten der Skallingwatten erwähnt werden, hauptsächlich in der Reihenfolge, in der ihre Maxima auf einem von der Marschkante bis an das Hobo Tief sich erstreckenden Querschnitt der Buhnen-Linie vorkommen. Schliesslich werden die Ergebnisse in eine Übersicht zusammengefasst (S. 97).

Vor dieser Behandlung der Einsammlungsergebnisse wird es jedoch natürlich sein, über deren Wert eine Schätzung vorzunehmen. Wie von anderen Verhältnissen her bekannt, ist die Verbreitung der Tiere selten ganz regelmässig, eine mehr oder weniger fleckenweise Verteilung wird sich selbst innerhalb ziemlich beschränkter Gebiete oft geltend machen; dieses Verhältnis begegnet einem denn auch auf den untersuchten Skallingwatten. Es wäre vielleicht deshalb zu erwarten, dass die Einsammlungsergebnisse den tatsächlichen Zustand nicht wahrheitsgemäss wiedergäben, sondern dass die zufälligen Schwankungen zu einer falschen Auffassung desselben beitragen würden. Betrachtet man aber die zahlenmässigen Ausdrücke der

Ergebnisse, wie sie in den nachstehenden Kurven dargestellt werden (siehe z. B. *Arenicola* Abb. 51—56), wird die auffällige Kontinuität in den Ergebnissen der Probeentnahmen von einem Zeitpunkt zum anderen dermassen in die Augen springen, dass man zu dem Zweck, dem das Material hier dienen soll, sich um das Spiel des Zufalls nicht besonders zu ängstigen braucht. Durch die verwendete Einsammlungstechnik (mit passend grossen Proben nach Massgabe der Individuenzahl und mit einer Verteilung der einzelnen Proben über einen Querschnitt von ca. 10—25 m auf jeder Station) ist die Bedeutung des Zufalls sozusagen auf das möglichst wenige herabgebracht worden, wie denn auch die gewonnenen Ergebnisse durch eine allgemeine, auf anderem Wege vorgenommene Schätzung bestätigt werden. Wenn auch der Wert der einzelnen Proben von den berechneten Mittelwerten mehr oder weniger abweichen kann, darf man also die in den Kurven angeführten Ziffern als einen Ausdruck des durchschnittlichen Zustandes auf den durch die Probelinien in den angegebenen Abständen vom Nullpunkt gelegten Querschnitten betrachten (vgl. Petersen, 1911, S. 51 und Spärck & Lieberkind, 1921)[1]).

Zur Erklärung der im Folgenden benutzten Darstellungsweise sei bemerkt: Alle Werte wurden per 1 m^2 berechnet. Als Abszisse wird die Anzahl Meter angeführt, welche die einzelnen Stationen von dem Nullpunkt der Probelinien an der Marschkante entfernt liegen; die äusserste Station liegt am eigentlichen Hobo Tief. Die Ordinate zeigt teils die Stückzahl, teils ein dazu entsprechendes Rohgewicht an, beide durch Durchschnittsziffern von den eingesammelten Proben für jede Station ausgedrückt. Die Rohgewichte werden durch × und eine gestrichelte Kurve bezeichnet und geben das Gesamtgewicht aller Individuen der Art auf jeder Station an[2]). Die Gewichtseinteilung wird rechts von jeder Kurve aufgeführt.

In den meisten Fällen umfasst die Stückzahl alle Individuen der Art auf der betreffenden Station; in dem Falle wird die Anzahl durch einen ausgefüllten Zirkel ● und eine gezogene Kurve bezeichnet (die Anzahl steht links von jeder Kurve angeführt). In einzelnen Fällen werden aber die Individuen, die älter als die Nullgruppe sind, durch dasselbe obenstehende Zeichen besonders angegeben, während die Durchschnittsziffern der Nullgruppe durch ▲ in Verbindung mit einer punktierten Linie charakterisiert werden; die Stückzahlen der Nullgruppe werden doch in diesen Fällen nicht von der Abszissenachse aus gerechnet, sondern nehmen ihren Ausgangspunkt von den Durchschnittsziffern für die erwachsenen Individuen auf der fraglichen Station (sind also zu diesen Ziffern addiert).

Um die Schwankungen im Auftreten der einzelnen Arten auf den Probelinien mit genügender Deutlichkeit hervortreten zu lassen, war es aus technischen Gründen erforderlich, sowohl bei Stückzahl- wie Gewichtsangaben verschiedene Massverhältnisse zu benutzen, sodass man bei Vergleichen in den meisten Fällen diese Verhältnisse in Betracht ziehen muss.

Die tatsächliche Grösse der an einer Stelle herausgenommenen Proben bekommt man aus den Kurven heraus, indem man die Zahlen und Gewichte pro m^2 für *Pygospio* mit $^1/_{100}$, *Hydrobia*, *Corophium* und Muscheln der 0-Gruppe mit ca. $^1/_{20}$, *Arenicola* mit $^1/_{10}$ und die übrigen Arten mit $^1/_8$—$^1/_7$ multipliziert[3]).

[1]) Dem Verhältnis betreffend die Abweichungen der einzelnen Proben von dem berechneten Mittel wird unter der Mitarbeit Herrn Dr. phil. A. M. Hemmingsens näher auf den Grund gegangen.

[2]) Vom Jahre 1931 liegen keine Gewichtsangaben vor.

[3]) Wie früher erwähnt (S. 4) wird das originale Zahlenmaterial in der Universitätsbibliothek zu Kopenhagen aufbewahrt, wo es bei Anfrage zur Verfügung steht.

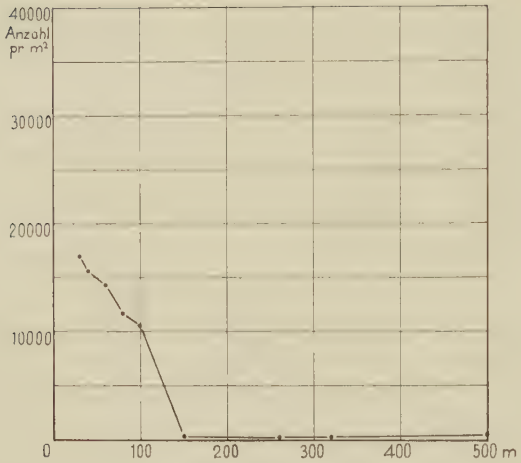


Abb. 34 (Juli 1931).

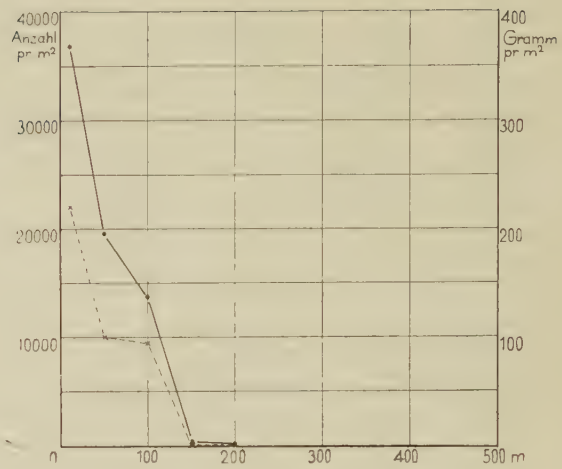


Abb. 35 (Juli 1932).

Abb. 36 (Juli 1933).

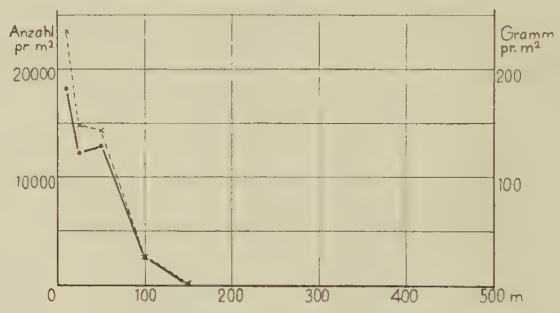


Abb. 37 ($^{16}/_{10}$—$^{1}/_{11}$ 1933).

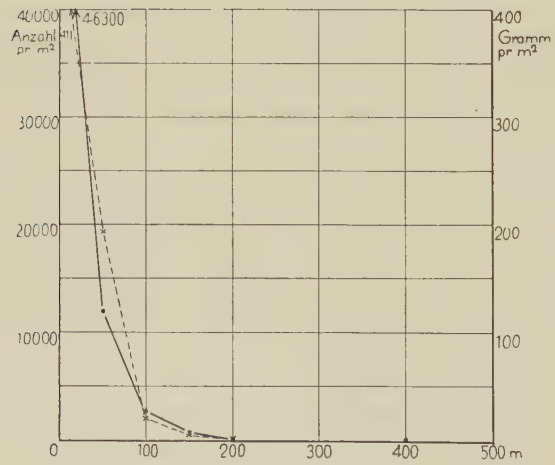


Abb. 38 ($^{15}/_{3}$—$^{20}/_{3}$ 1934).

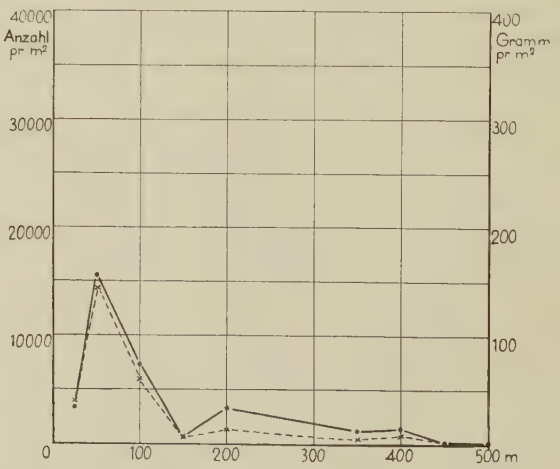


Abb. 39 ($^{15}/_{7}$—$^{15}/_{8}$ 1934).

Abb. 34—39 Die Verteilung von *Hydrobia ulvae* auf die Buhnen-Linie.

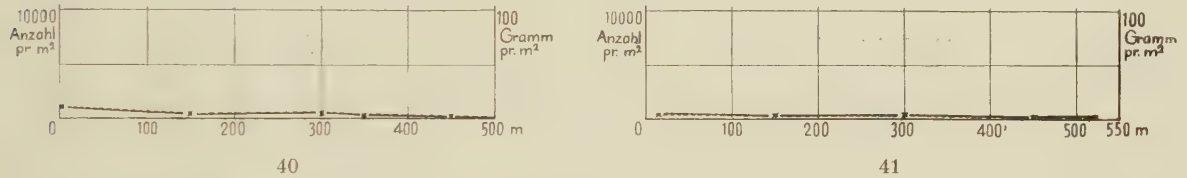
Hydrobia ulvae.

Buhnen-Linie (Abb. 34—39).

Diese Art ist auf allen Teilen der Buhnen-Linie zu finden, ihr Hauptgebiet liegt aber innerhalb 150 m v. 0′ (vgl. Wesenberg-Lund, 1904, S. 13). Ausserhalb 150 m v. 0′ beträgt die Anzahl höchstens 3300 per m², schwankt aber im allgemeinen zwischen 0 - 500 Individuen per m² mit sehr niedrigen Rohgewichten (ca. 1—10 g). Von 150—125 m vom Nullpunkt und weiter nach innen steigt die Anzahl schnell; das Maximum wird zwischen 10—50 m v. 0′ erreicht, wo die Anzahl 15300—46300 per m² beträgt (vom Sommer 1934 (Abb. 39) bzw. Frühling 1934 (Abb. 38)). Die entsprechenden Rohgewichte sind 143 und 411 g. Fleckenweise kann die Anzahl bis auf 60000 per m² mit entsprechend grösseren Rohgewichten steigen. Über die Verbreitung der 0-Gruppe lässt sich nach dem vorliegenden Material nur sagen, dass sie im äusseren Wattgebiet (150—500 m) prozentweise einen grösseren Teil als im inneren auszumachen scheint. (Zählungen in diesem Gebiet liegen doch nur von den Sommern 1931, 1933 und 1934 vor).

Fernsprechhaus-Linie (Abb. 40—41).

Auf dieser Linie tritt die Art in Zahlen auf, die denen auf dem äussersten Teil der Buhnen-Linie gleichkommen; die Stückzahl liegt zwischen 0—1017 per m² und es gibt kein



40 41

Abb. 40—41. Die Verteilung von *Hydrobia ulvae* auf die Fernsprechhaus-Linie. (40. Juli 1932; 41. Juli 1933).

ausgesprochenes Maximum; man kann höchstens sagen, dass die Anzahl nach aussen hin ein bisschen abnimmt; auf der äussersten Station (520 m v. 0′) scheint sie so ganz fehlen zu können.

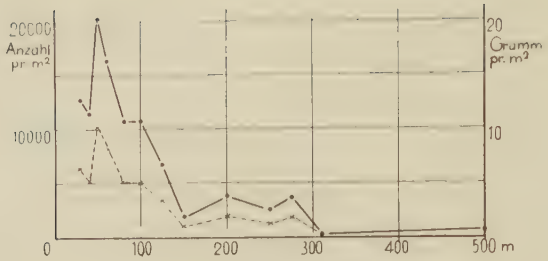
Die beiden vorliegenden Probereihen (von den Sommern 1932 und 1933) sind nicht sehr verschieden.

Pygospio elegans.

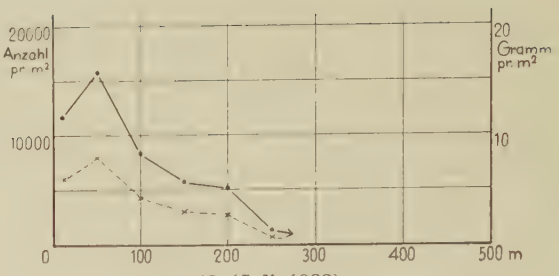
Buhnen-Linie (Abb. 42—46).

Die Art ist in der ganzen Länge der Linie verbreitet; das Hauptgebiet liegt doch innerhalb 200 m v. 0′, wo die Anzahl im grossen ganzen über 5000 per m² ist. Das Maximum liegt immer 50 m vom Nullpunkt; die Anzahl schwankt hier von 14800—20300 Individuen per m² (einzelne Proben betragen 35000 per m²). Die Rohgewichte des Maximums liegen zwischen 7 und 10 g per m². Im Gebiet ausserhalb 200 m v. 0′ schwankt die Anzahl von 300—4000 per m² und nimmt in der Regel nach aussen gegen das Hobo Tief recht schnell ab. Die entsprechenden Rohgewichten liegen etwa bei 1—5 g per m².

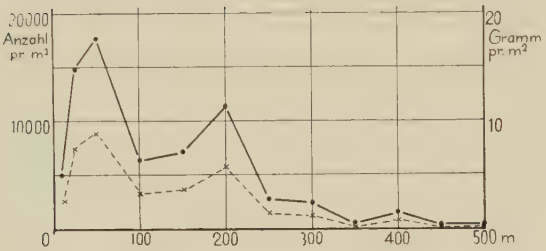
Die beobachteten Bestandschwankungen von Jahr zu Jahr sind in der Regel klein und ohne besondere Tendenz. Dies gilt ins besondere für das Gebiet von 10—100 m v. 0′; weiter aussen können die Variationen ausgesprochener sein.



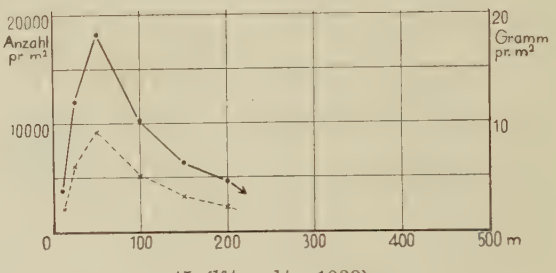
42 (Juli 1931)



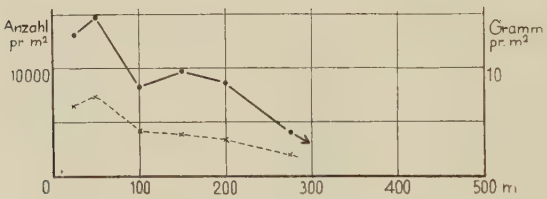
43 (Juli 1932)



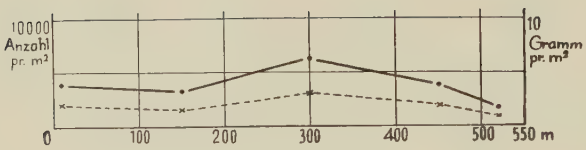
44 (Juli 1933)



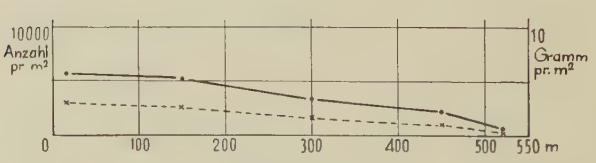
45 ($^{16}/_{10}$—$^{1}/_{11}$ 1933)



46 ($^{15}/_{7}$—$^{15}/_{8}$ 1934)



47 (Juli 1932)



48 (Juli 1933)

Abb. 42—46. Die Verteilung von *Pygospio elegans* auf die Buhnen-Linie.
Abb. 47—48. Die Verteilung von *Pygospio elegans* auf die Fernsprechhaus-Linie.

Die **Fernsprechhaus-Linie** (Abb. 47—48).

scheint für *Pygospio* verhältnismässig günstiger als für *Hydrobia* zu sein, selbst wenn die Anzahl im Vergleich zu der im inneren Teil der Buhnen-Linie ziemlich niedrig ist. Die Art ist gleichmässig verbreitet mit einem schwachen Abnehmen nach aussen hin; es gibt kein vorherrschendes Maximum. Die Zahlen liegen für den Sommer 1932 (Abb. 47) zwischen 1780 -6200, für den Sommer 1933 (Abb. 48) zwischen 600—5700 per m². Die Rohgewichte sind auch äusserst gering, ca. 0,3—3 g per m².

Besondere Abweichungen zwischen den Beständen der beiden Sommer lassen sich nicht beobachten.

Corophium volutator.

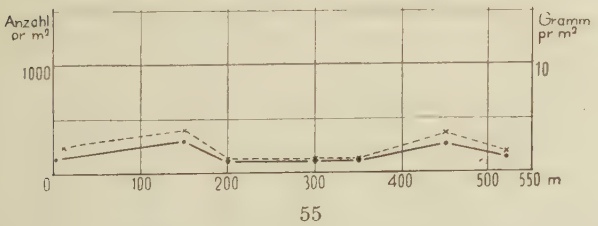
Buhnen-Linie (Abb. 49—54).

Corophium kennzeichnet mit *Hydrobia* und *Pygospio* den höchsten Teil des Wattes auf der Buhnen-Linie. Das Vorkommen der Art im äusseren Teil des Wattes ist noch spärlicher als das der beiden anderen Arten; hauptsächlich tritt sie nur zwischen 10—300 m v. 0′ auf. Ihr Hauptgebiet ist überaus scharf umrissen und zieht sich von ca. 50—150 m v. 0′ mit dem Maximum in der Mitte (immer bei 100 m v. 0′). Die maximale Stückzahl liegt zwischen 2060 und 7125 per m² mit entsprechenden Rohgewichten von 7—22 g. Bei dieser Berechnung wurden die Zahlen vom Jahre 1931 nicht mitgenommen, da die Einsammlung in dem Jahre mit solchen Hilfsmitteln vorgenommen wurde, dass ein Teil des Materials verlorengegangen sein kann. Die Kurve für dieses Jahr zeigt indessen auch das typische Maximum 100 m v. 0′. Innerhalb 25 m v. 0′ ist die Anzahl von *Corophium* immer äusserst gering.

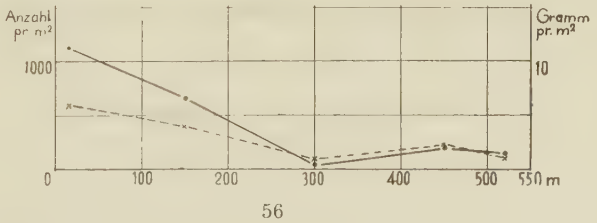
Mit Bezug auf Änderungen von Jahr zu Jahr liegen die Sommerproben vom Jahre 1932, 1933 und 1934 (Abb. 50, 51 u. 54) einander sehr nahe (das Maximum 2060, 2700 bzw. 3130), wogegen die Herbstproben vom Jahre 1933 (Fig. 52) eine sehr grosse maximale Stückzahl zeigen; es ist dies kein Zufall, sondern vielmehr auf das Verhältnis zurückzuführen, dass der Sommer 1933 ein gutes Brutjahr war, sodass die Jungen mit den noch lebenden Erwachsenen jetzt zahlreich vorhanden sind (vgl. Hart, 1930, S. 778). In der Frühlingsprobe 1934 (Abb. 53) ist die Anzahl recht erheblich gefallen, was damit übereinstimmt, dass die erwachsenen Tiere nach Angaben von Hart im Laufe des Frühlings zum Teil absterben. Im Sommer 1934 (Abb. 54) findet man den normalen, aus brutenden Tieren und jungem Nachwuchs bestehenden Sommerbestand wieder.

Fernsprechhaus-Linie (Abb. 55—56).

Im Sommer 1932 (Abb. 55) ist die Art recht gleichmässig über die ganze Linie verteilt (100—300 Individuen per m², Gewichte von 1—4 g). Der Sommer 1933 (Abb. 56) zeigt dagegen

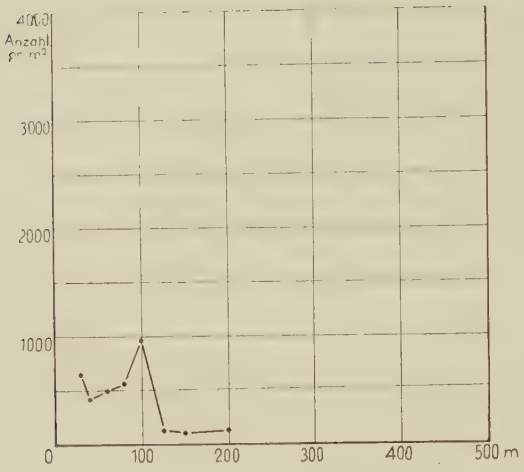


55

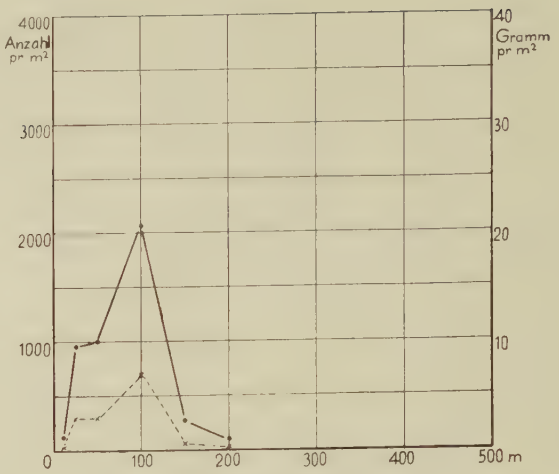


56

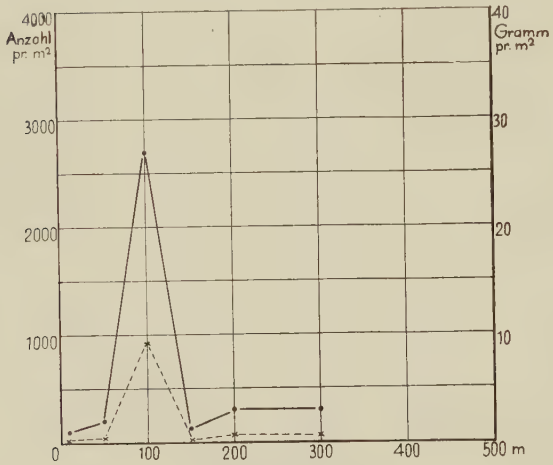
Abb. 55—56. Die Verteilung von *Corophium volutator* auf die Fernsprechhaus-Linie (55. Juli 1932; 56. Juli 1933).



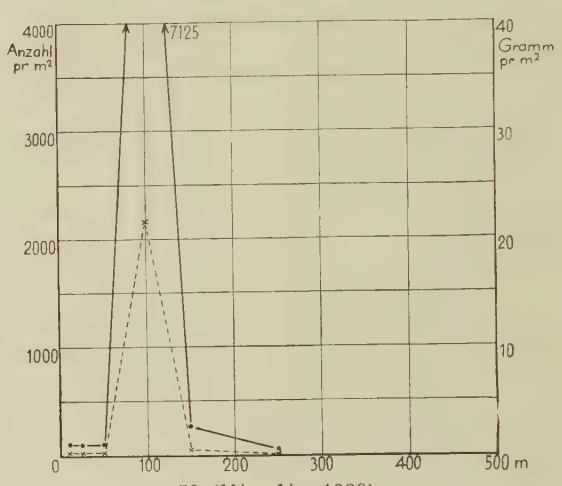
49 (Juli 1931)



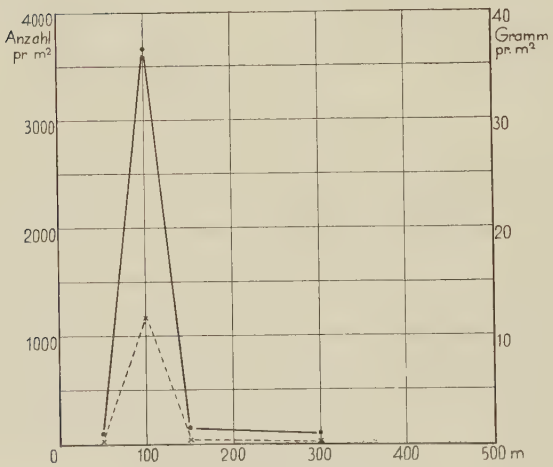
50 (Juli 1932)



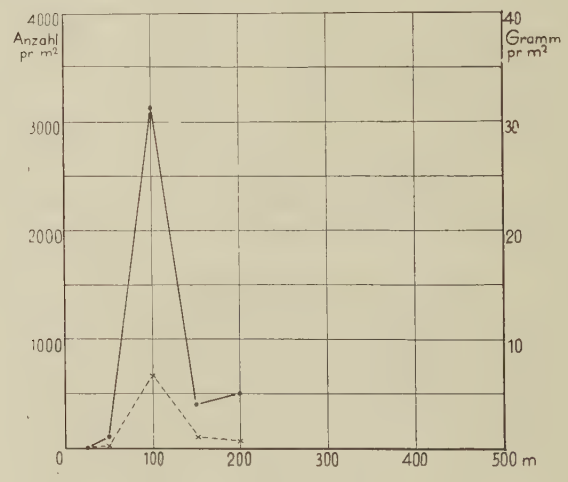
51 (Juli 1933)



52 ($^{16}/_{1}$—$^{1}/_{11}$ 1933)



53 ($^{15}/_{3}$—$^{20}/_{3}$ 1934)



54 ($^{15}/_{7}$—$^{15}/_{8}$ 1934)

Abb. 49—54. Die Verteilung von *Corophium volutator* auf die Buhnen-Linie.

15 m v. 0′ ein Maximum von 1120 Individuen per m², Rohgewicht 6 g per m²; darauf nimmt die Anzahl bis ca. 300 m v. 0′ ab, von wo aus die Kurve nach aussen hin wieder ein wenig in die Höhe geht.

Arenicola marina.

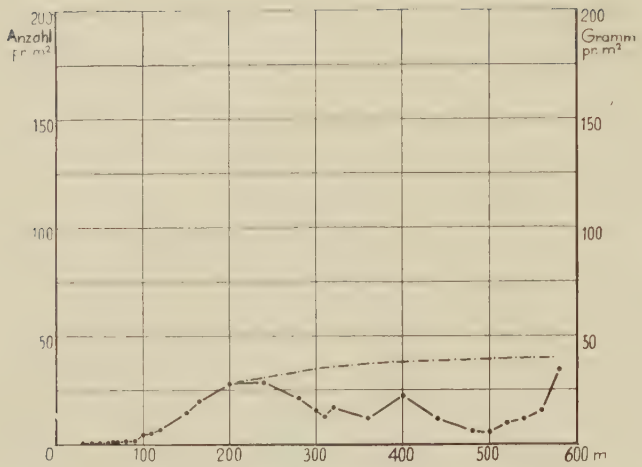
Buhnen-Linie (Abb. 57—62).

Auf dieser Linie findet sich der Sandwurm von ca. 25 m v. 0′ bis an das Hobo Tief; die Verteilung ist doch nicht gleichmässig, indem die Anzahl erwachsener Würmer innerhalb 100 m v. 0′ ganz gering ist (ca. 0—3 per m²), um von hier zu einem 150—250 m v. 0′ gelegenen Maximum mit einer Stückzahl von 19,6—35,0 per m² zu steigen. Von hier fällt die Anzahl wieder ziemlich schnell bis 300 m v. 0′, wo sie ca. 10 per m² beträgt, um dann mehr oder weniger gleichmässig abzunehmen; in einzelnen Jahren kann die Kurve doch auf diesem letzten Teil ziemlich deutliche Gipfelpunkte zeigen (Sommer 1931 und 1932, Abb. 57—58). Die Kurve über die entsprechenden Rohgewichte ist auf Grund der gewöhnlichen Probeentnahmen mit eisernen Rahmen berechnet; sie zeigt einen zu der Anzahl fast parallelen Verlauf (Maximum 86—160 g per m²).

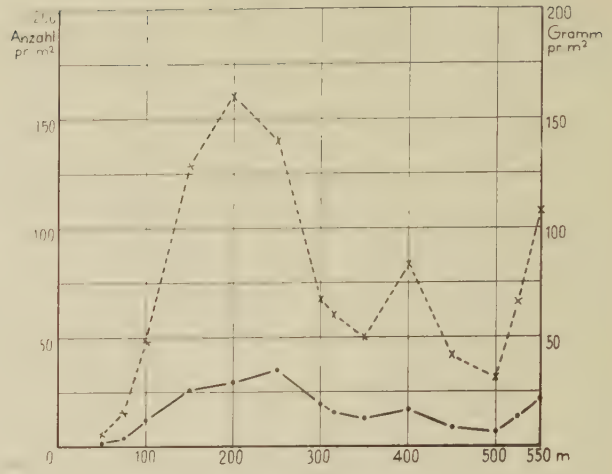
Abweichungen in der Lage des Maximums von Jahr zu Jahr liegen innerhalb sehr enger Grenzen (150—250 m v. 0′); eigentümlich ist der häufige Ansatz zu zwei Gipfelpunkten auf der Kurve in diesem Gebiet. Die maximale Stückzahl der Sommerproben schwankt seit 1931 zwischen 25,7—35,0 per m², im grossen ganzen besteht aber zwischen den einzelnen Jahren kein wesentlicher Unterschied. Auffälliger ist es vielleicht, dass sowohl die Herbst- wie die Frühlingsproben niedrigere Ziffern als die Sommereinsammlungen aufweisen; es ist dies etwa einem Absterben der älteren Individuen im Spätsommer und Frühherbst nach erfolgtem Laichen zu verdanken (vgl. Sommer 1933 mit Herbst 1933 und Frühling 1934, Abb. 59—61); diese Annahme bedarf jedoch einer genaueren Bestätigung. Dass die Sommerproben höher als die vorhergehenden Frühlings- und Herbstproben liegen, lässt sich wohl so erklären, dass die im Sommer 1933 angesiedelte Brut nun die Grösse der Erwachsenen erreicht hat, während sie im Herbst noch gesondert aufgezählt wurde.

Im Vorstehenden wurde nur auf die Verbreitungsverhältnisse der erwachsenen Individuen eingegangen; im Folgenden sollen ganz kurz die vorgenommenen Aufzählungen der jungen Bodenstadien erwähnt werden. Die Verteilung derselben stellt sich etwas anders als die der erwachsenen Tiere, indem die Hauptmenge der Jungen in einem Gebiet gefunden wurde, dessen Maximum (ca. 40—70 per m²) sowohl im Sommer als auch im Winter in einem höheren Niveau des Watts als dem der Erwachsenen liegt, oder vielleicht eher innerhalb Gebiete fällt, deren Oberflächenfeuchtigkeit während der Trockenlage etwas geringer ist. Wo die Oberfläche wie auf der Buhnen-Linie von 100 bis 200 m v. 0′ etwas uneben und mit niedrigerliegenden, feuchten Teilen zwischen höherliegenden Bänken versehen ist (Niveauunterschied ca. 1—5 cm siehe Abb. 102), wird es an mehreren Stellen augenfällig sein, dass die Jungen sich vorzugsweise auf den Bänken finden, wo die Erwachsenen wiederum etwas seltener vorkommen. Das Verhältnis wurde an einer ganzen Reihe Örtlichkeiten auf Skalling, an der Küste bei Esbjerg, auf Sylt und an anderen Orten beobachtet. Andererseits scheinen die Jungen nicht so weit gegen den Nullpunkt hineinzugehen wie die innersten Pioniere der Erwachsenen.

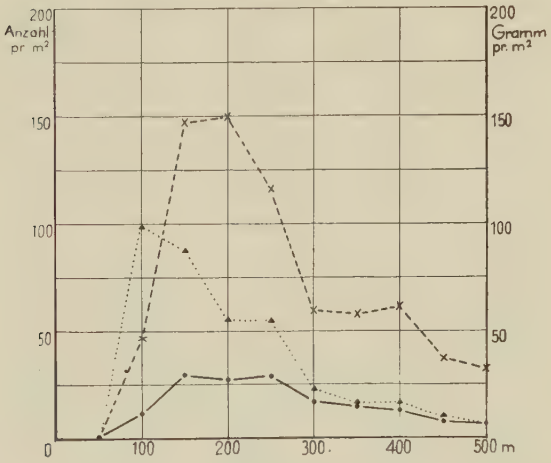
Ein anderer auffallender Zug in der Verteilung der Jungen ist ihre überaus geringe Anzahl ausserhalb 300 m v. 0′. Hier übersteigt die Anzahl nie 5 per m² und beträgt gewöhnlich nur 1—2, während die Erwachsenen im selben Gebiet in einer Anzahl von 5—10 per m² vor-



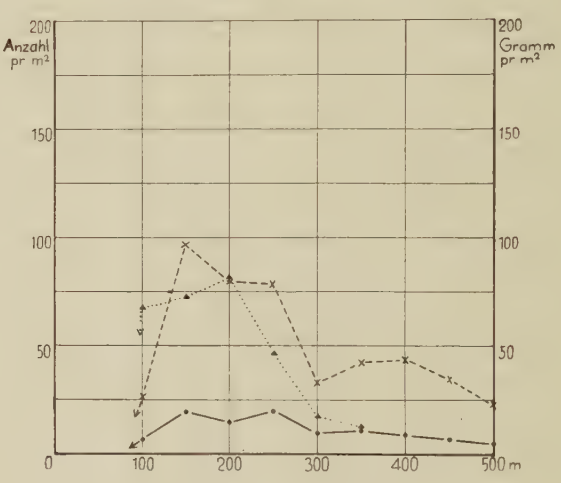
57 (Juli 1931)



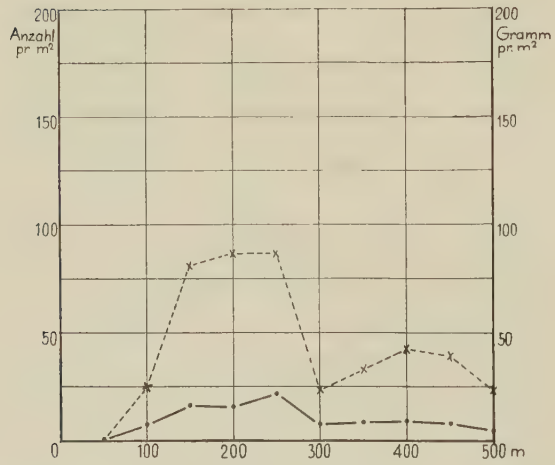
58 (Juli 1932)



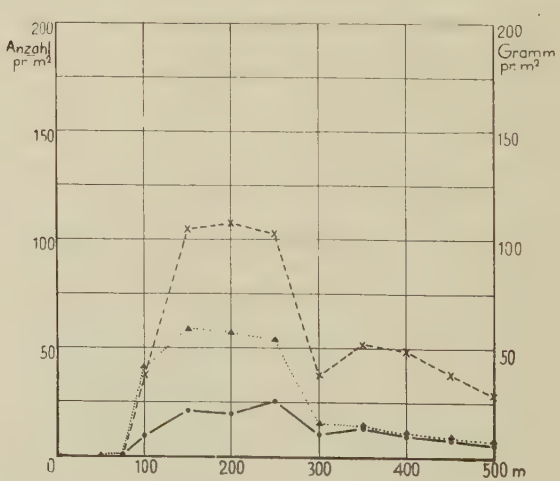
59 (Juli 1933)



60 ($^{16}/_{10}$—$^{1}/_{11}$ 1933)



($^{15}/_{3}$—$^{20}/_{3}$ 1934)



62 ($^{15}/_{7}$—$^{15}/_{8}$ 1934)

Abb. 57—62. Die Verteilung von *Arenicola marina* auf die Buhnen-Linie.

handen sind. Diese Tatsache scheint die vorstehend angeführte Vermutung, dass die Art auch auf anderem Wege als durch Brutansiedlung neue Gebiete zu erobern vermag, zu bestätigen (vgl. S. 52).

Zu der Kurve über die erwachsenen Individuen im Sommer 1931 (Abb. 57) ist am Maximum ca. 200 m v. 0′ eine Fortsetzung hinzugefügt worden, die weiter aufwärts läuft und mit ca. 39 Individuen per m² endet. Dieser Teil der Kurve rührt von einer Probelinie her, die von 200 m v. 0′ auf der Buhnen-Linie westlich der Schlickgebiete bis zu einem Punkt ein wenig südlich von der letzten Station der Fernsprechhaus-Linie am Hobo Tief gelegt wurde. Auf der Sandfläche ausserhalb der 500 m-Station der Buhnen-Linie, die bei sehr starken Ebben trockenfallen kann, wurden 1931 und 1932 Aufzählungen von Sandwürmern vorgenommen. Die Zahlen sind auf den Kurven der fraglichen Jahren wiedergegeben (Abb. 57–58) und zeigen ein sichtliches Steigen, je weiter man sich von den Schlickgebieten entfernt.

Fernsprechhaus-Linie (Abb. 63—64).

Auf dieser Linie ist die Verteilung von *Arenicola* eine ganz andere als auf der Buhnen-Linie, indem die Art gerade vom Nullpunkt bis an das Hobo Tief in einer grossen Anzahl vorhanden ist. Vom Nullpunkt, wo es 20—21 Würmer per m² gibt, nimmt die Anzahl nach

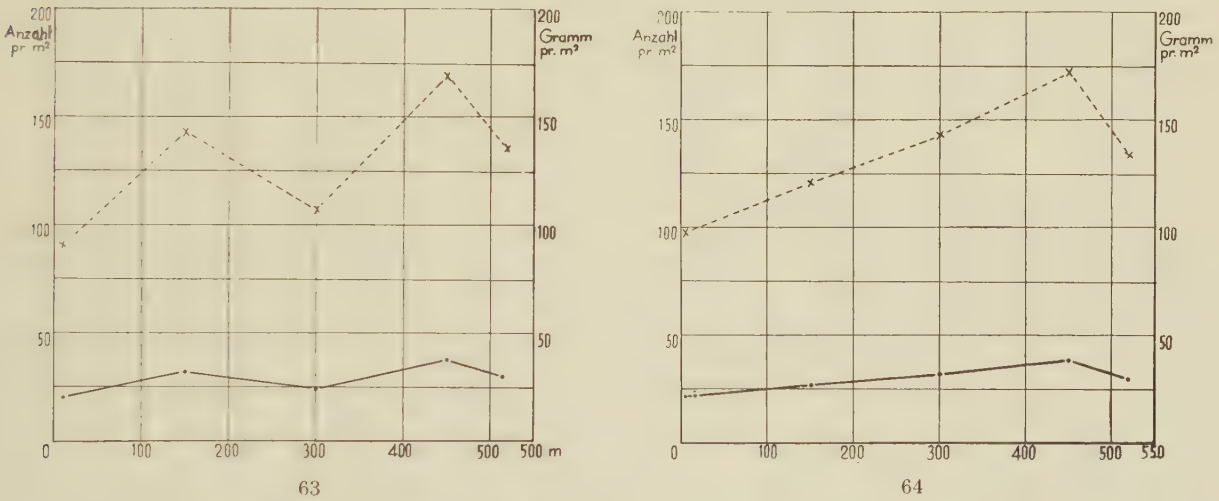


Abb. 63—64. Die Verteilung von *Arenicola marina* auf die Fernsprechhaus-Linie (63. Juli 1932; 64. Juli 1933).

aussen hin mehr oder weniger gleichmässig zu und erreicht ca. 450 m v. 0′ das Maximum von 38 Individuen per m² (Rohgewicht 172 g). Von da nimmt die Anzahl wieder ab und ist an der Kante der Rinne ca. 30 per m².

Im grossen ganzen sind die Probeentnahmen in den Sommern 1932 und 1933 gleich. Aufzählungen von Individuen der 0-Gruppe fanden nicht statt; die Anzahl Individuen dieser Gruppe ist indessen auf der eigentlichen Linie sehr gering, in Wattgebieten gerade südlich vom Nullpunkt unter Verhältnissen wie den bei der Buhnen-Linie erwähnten aber überaus zahlreich.

Cardium edule.

Buhnen-Linie (Abb. 65—71).

Cardium edule, die auf den Skallingwatten am zahlreichsten vertretene Muschel, hat normalerweise eine Verteilung, die sich von ca. 100 m v. 0′ bis an die Niedrigwasserlinie erstreckt; ausnahmsweise können doch ganz junge Exemplare oder passiv beförderte Erwachsene (siehe S. 53) weiter innen angetroffen werden.

Zwischen 100—200 m v. 0′ ist die Anzahl erwachsener Muscheln verhältnismässig gering; am 200 m-Punkt werden in den meisten Fällen ca. 1000 Stück per m² erreicht; 250 m v. 0′ gibt es merkwürdig genug in allen beobachteten Fällen einen Rückgang, wogegen die Anzahl 300 m v. 0′ sich der maximalen nähert oder sie erreicht; oft ist das Maximum nach 350 m v. 0′ verschoben und kann sogar 460 m v. 0′ liegen (1931). Vom Maximum und nach

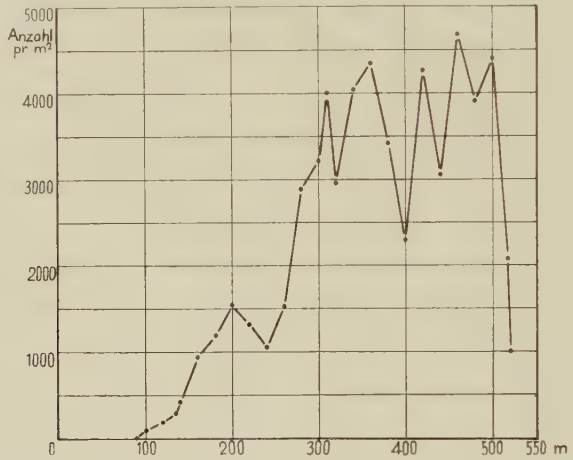


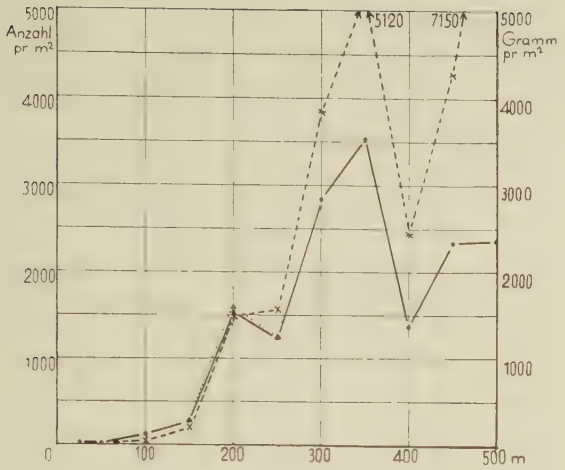
Abb. 65. Die Verteilung von *Cardium edule* auf die Buhnen-Linie Juli 1931.

der 400 m-Station hinaus zeigte die Anzahl in allen Proben seit 1931 einen sehr starken Fall, während die Werte von hier und nach aussen hin bald steigend bald fallend waren.

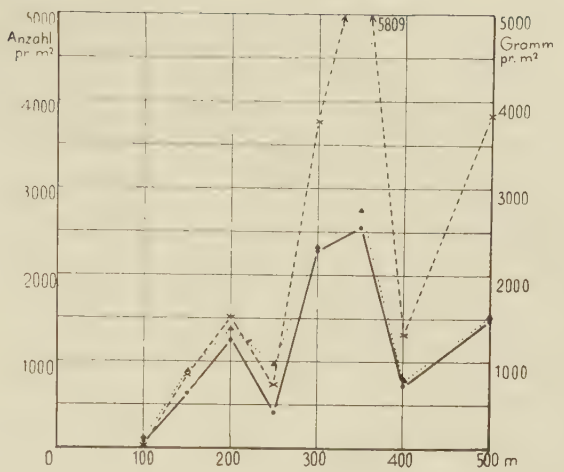
Im Obenstehenden sind keine Angaben der Stückzahlen aufgeführt, da die Probeentnahmen vom Sommer 1931 bis zum Herbst 1934 eine ausgesprochen fallende Tendenz zeigen. Das Maximum betrug im Jahre 1931 4675 Individuen per m² (Abb. 65), einzelne Proben hatten sogar 5410 St. per m². Im Juli 1932 ist die maximale Anzahl schon auf 3540 per m² herabgegangen (Rohgewicht 5120 g, Abb. 66), und darauf zeigen die Probeentnahmen folgende Höchstzahlen: Sommer 1933: 2552 per m² (5809 g, Abb. 67); Herbst 1933: 2264 per m² (4875 g, Abb. 68); Frühling 1934: 1914 per m² (3618 g, Abb. 69); Sommer 1934: 1360 per m² (1786 g, Abb. 70) und Herbst 1934: 1400 per m² (3021 g, Abb. 71). Diese verhältnismässig grossen, aber gleichartigen Verschiebungen sind in dem von ca. 200 m v. 0′ und weiter aussen gelegenen Gebiet hervortretend, während der ziemlich spärliche Bestand zwischen 100—200 m v. 0′ mit Bezug auf sowohl Anzahl wie Gewicht sich so gut wie gleich geblieben ist.

Dieses stufenweise Abnehmen der Stückzahl auf grossen Teilen der Buhnen-Linie liesse sich vielleicht als eine ganz örtliche Verringerung des Bestandes wegen der wiederholten Untersuchungen erklären; die Erscheinungen sind doch tiefergehender Art, was u. a. aus den früher besprochenen Analysen von der Vertretung der Jahresgruppen hervorgehen wird (S. 69).

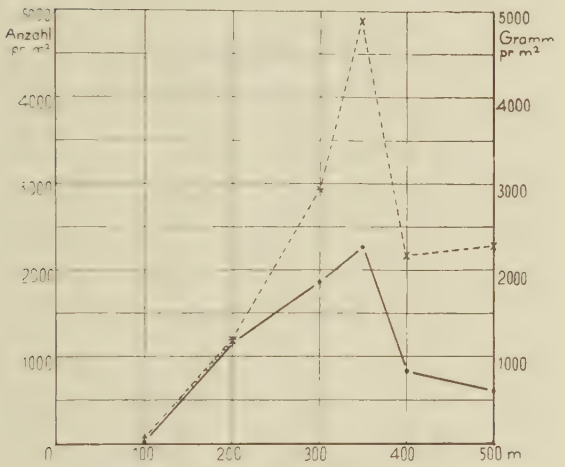
Mit Bezug auf die Verbreitung der 0-Gruppe auf der Linie sei bemerkt, dass die ersten Bodenstadien in allen Teilen bis zu ca. 25—30 m v. 0′ anzutreffen sind; gewöhnlich kommen



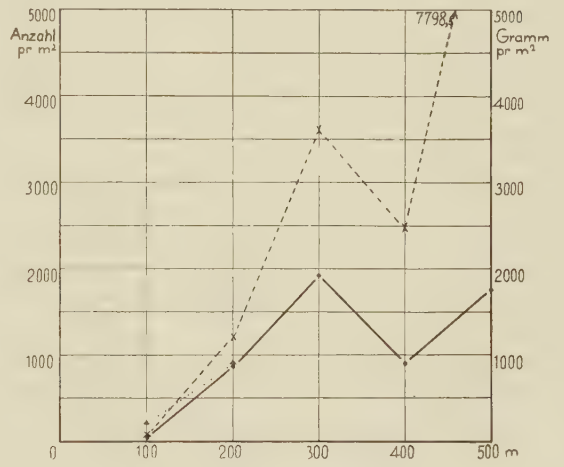
66 (Juli 1932)



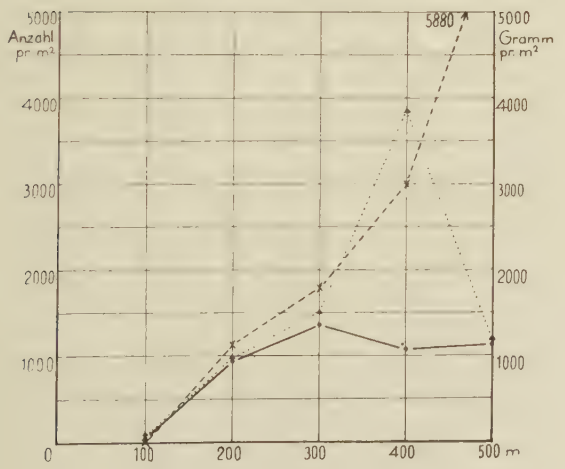
67 (Juli 1933)



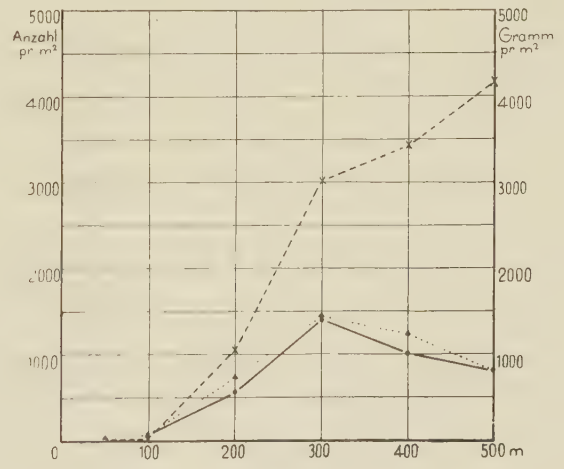
68 ($^{16}/_{10}$—$^{1}/_{11}$ 1933)



69 ($^{15}/_{3}$—$^{20}/_{3}$ 1934)



70 ($^{15}/_{7}$—$^{15}/_{8}$ 1934)



71 ($^{15}/_{11}$ 1934)

Abb. 66—71. Die Verteilung von *Cardium edule* auf die Buhnen-Linie.

sie doch nur in denselben Gebieten wie die Erwachsenen vor. Vom Sommer 1931 liegen keine Observationen vor, aber im Sommer 1932, im Sommer und Herbst 1933, sowie im Frühling, Sommer und Herbst 1934 wurden auf der Strecke zwischen 100—200 m v. 0′ immer Tiere der 0-Gruppe, wenn auch in geringer Anzahl (ca. 10—200 per m²), angetroffen. Weiter aussen wechselt das Vorkommen mehr; hier können nur die Sommer 1933 und 1934 eine 0-Gruppe aufweisen, im Jahre 1933 jedoch in so geringer Anzahl, dass sie schon im Herbst abgestorben war. Der Sommer 1934 hatte die besten Brut- und Ansiedlungsmöglichkeiten, indem bis 2770 Individuen der 0-Gruppe per m² gefunden wurden (400 m v. 0′); noch im Herbst war die Nullgruppe deutlich vertreten (bis 233 per m²), wogegen sie in den Frühlingsproben vom Jahre 1935 (Anfang Mai) wegfiel.

Fernsprechhaus-Linie (Abb. 72—73).

Im Sommer 1932 (Abb. 72) kommt 15 m v. 0′ eine geringe Anzahl von Individuen vor, indem sie in einem kleinen Priel, der hier die Linie schneidet (vgl. Abb. 4), zu finden sind; erst 150 m v. 0′ nimmt die Anzahl zu und erreicht 300 m v. 0′ ein Maximum von 1507

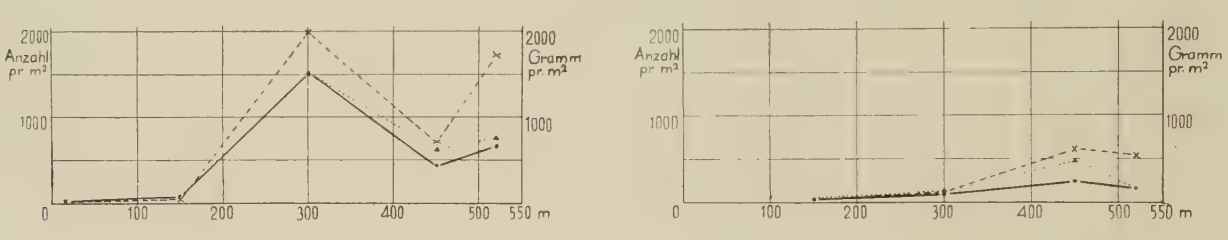


Abb. 72—73. Die Verteilung von *Cardium edule* auf die Fernsprechhaus-Linie (72. Juli 1932; 73. Juli 1933).

Tiere per m² (1990 g). Wenn auch die Anzahl darauf nach dem Hobo Tief hinaus fallend ist, geht sie doch nicht unter 400 per m² herab.

Im Sommer 1933 (Abb. 73) kommt *Cardium* erst bei der 150 m-Station vor (33 per m²), nimmt bis zu 450 m v. 0′ ein wenig zu (240 per m², 607 g) und fällt dann an der Rinne auf 153 per m². Die Anzahl von Individuen auf der Fernsprechhaus-Linie scheint somit eine fallende Tendenz zu zeigen.

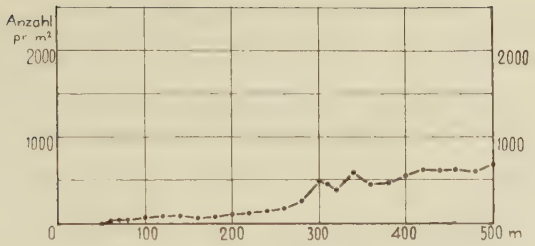
Individuen der 0-Gruppe wurden in den beiden Sommern von ca. 300—500 m v. 0′ beobachtet (Maximum bei 450 m v. 0′ von 206—233 St. per m²).

Macoma baltica.

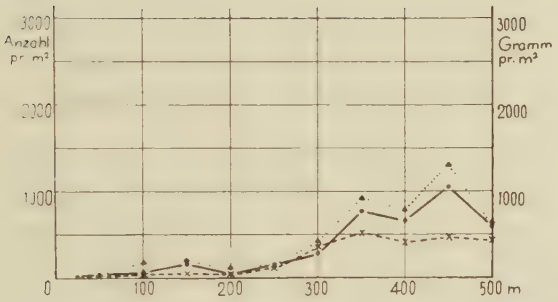
Buhnen-Linie (Abb. 74—80).

Im allgemeinen ist *Macoma* von 30—50 m v. 0′ bis an das Hobo Tief verbreitet. Die Verteilung ist ziemlich gleichmässig; innerhalb 300 m v. 0′ findet man doch nur selten mehr als 100 erwachsene Individuen per m², während die Anzahl weiter aussen gewöhnlich etwa 300—500 per m² (Rohgewicht ca. 300—400 g per m²) beträgt. Das Maximum liegt wohl ehestens zwischen 350—450 m v. 0′, es ist aber nicht besonders hervortretend.

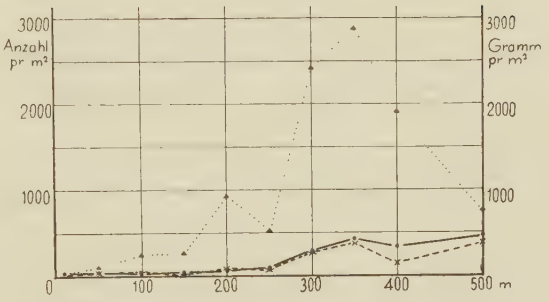
Im Gegensatz zu *Cardium* schwankte der Macomabestand während der Untersuchungsperiode (1931—1935) nicht sehr viel, und eine bestimmte Tendenz in den Schwankungen war es gar nicht möglich nachzuweisen. Es ist dies gewiss so zu erklären, dass ein Teil des Macomanachwuchses immer die erste, kritische Zeit überstanden und dadurch zu einer ständigen Ergänzung von dem Bestand der erwachsenen Tiere beigetragen hat (siehe Näheres S. 72).



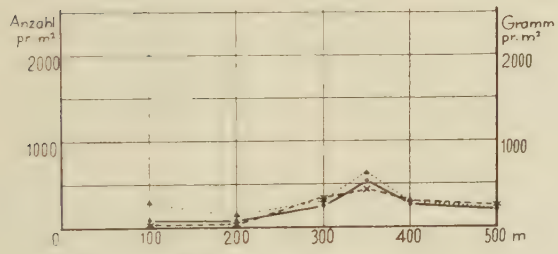
74 (Juli 1931)



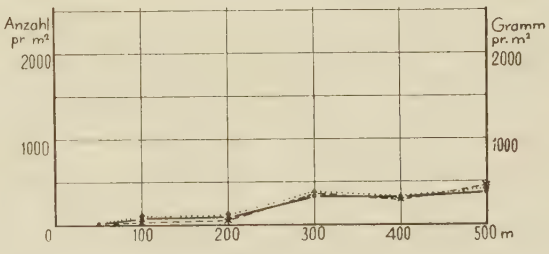
75 (Juli 1932)



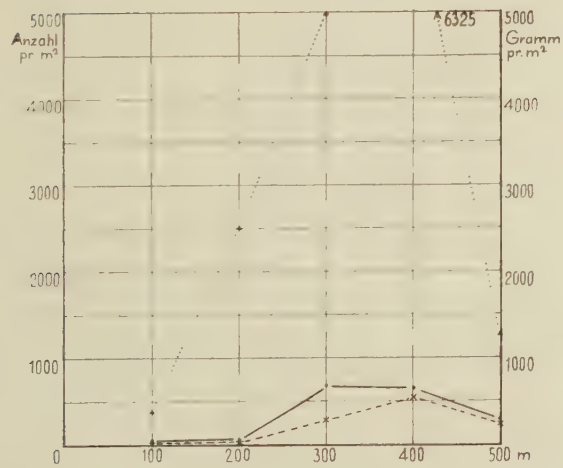
76 (Juli 1933)



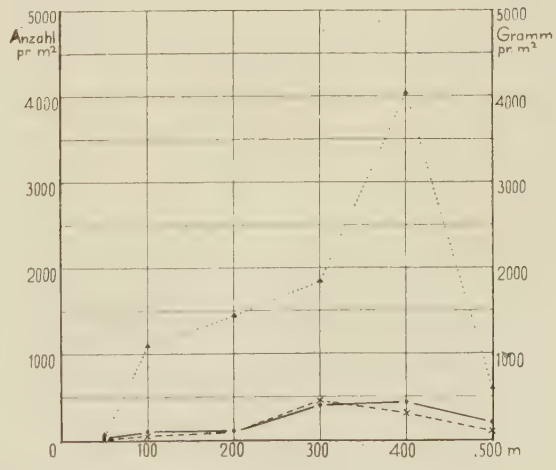
77 ($^{16}/_{10}$—$^{1}/_{11}$ 1933)



78 ($^{15}/_{3}$—$^{20}/_{3}$ 1934)



79 ($^{15}/_{7}$—$^{15}/_{8}$ 1934)



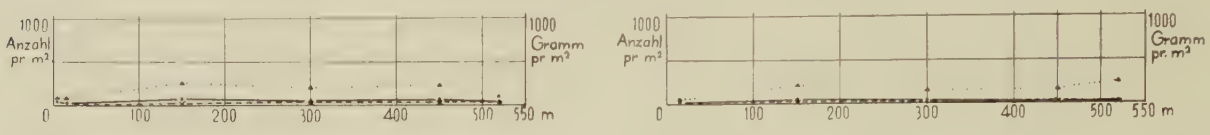
80 ($^{15}/_{11}$—$^{20}/_{11}$ 1934)

Abb. 74—80. Die Verteilung von *Macoma baltica* auf die Buhnen-Linie.

Die Verbreitung der 0-Gruppe fällt mit der der erwachsenen Tiere zusammen, in guten Brutjahren lässt sich aber etwa 350—500 m v. 0′ ein deutliches Maximum nachweisen. Die Anzahl der 0-Gruppe per m² wurde in den besten Fällen zu 6325 bestimmt (Sommer 1934), bei den meisten Probeentnahmen liegt sie aber viel niedriger.

Fernsprechhaus-Linie (Abb. 81—82).

Macoma kommt auf dieser Linie sehr spärlich vor; die Art findet sich zwar in der ganzen Ausdehnung der Linie, aber nie in einer Anzahl, welche 75 erwachsene Individuen per m² übersteigt (von 0—75 St., Rohgewicht 0—33 g per m²). Die beiden Sommer (1932 und 1933) gewähren dasselbe Bild.



81 82

Abb. 81—82. Die Verteilung von *Macoma baltica* auf die Fernsprechhaus-Linie (81. Juli 1932; 82. Juli 1933).

Die 0-Gruppe kommt in den beiden erwähnten Sommern in einer grösseren Anzahl als die Erwachsenen vor (ca. 30—230 per m²); ihre Verbreitung deckt sich im grossen ganzen mit der der Erwachsenen.

Scrobicularia plana.

Buhnen-Linie (Abb. 83).

Die Verbreitung fällt im wesentlichen ausserhalb ca. 200 m v. 0′, hat sich aber im Laufe der Untersuchungsperiode etwas geändert. In den Sommern 1931 und 1932 fand sich die Art in sehr geringer Anzahl etwa 400 m v. 0′; im Sommer 1933 (Abb. 83) hatte sie erheblich zugenommen und kam von 300—500 m v. 0′ in einer Anzahl von 20—60 per m² vor. Im Laufe des Herbstes 1933 und des Frühlings 1934 wird sie so weit innen wie etwa 200 m v. 0′ angetroffen, findet sich aber im Sommer 1934 wesentlich etwa 300—400 m v. 0′, wo sie anscheinend ihr Maximum hat. Ausserdem lassen sich in diesem Sommer recht grosse Mengen junger Individuen ca. 400 m v. 0′ nachweisen.

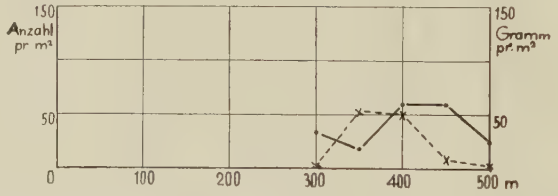


Abb. 83. Die Verteilung von *Scrobicularia plana* auf die Buhnen-Linie (Juli 1933).

Fernsprechhaus-Linie.

Auf dieser Linie wurde *Scrobicularia* nie beobachtet (vgl. S. 15 und 103).

Mya arenaria.

Buhnen-Linie (Abb. 84).

In einer Anzahl von 5—20 m² war diese Art in den Sommern 1931 und 1932 von 250—500 m v. 0′ verbreitet. Im Sommer 1933 (Abb. 84) beschränkte sich die Verbreitung auf das Gebiet von 400 bis 500 m v. 0′, und die Anzahl war auf 7—13 per m² herabgegangen; seitdem wurden erwachsene Individuen nur ein paarmal in den Proben genommen (Frühling 1934,

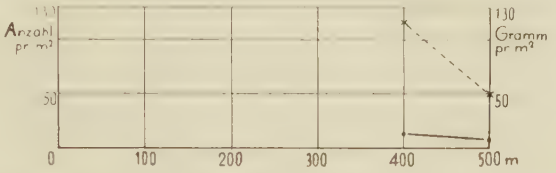


Abb. 84. Die Verteilung von *Mya arenaria* auf die Buhnen-Linie (Juli 1933).

400—500 m v. 0′), sodass allem Anschein nach die Art sehr zurückgegangen ist; gleichzeitig mit dem Rückgang der Anzahl haben die übriggebliebenen Individuen an Gewicht überaus stark zugenommen.

Im Sommer 1934 wurden etwa 400—500 m v. 0′ Individuen der 0-Gruppe in beträchtlicher Anzahl (ca. 67—108 per m²) gefunden; noch im Herbst gab es junge Tiere in diesem Gebiet (33—67 per m²), im Frühling 1935 waren sie aber alle wieder verschwunden.

Fernsprechhaus-Linie.

Auf dieser Linie wurde *Mya* nur im Sommer 1932 gefunden, da die Art auf den Stationen 150 und 300 m v. 0′ in einer Anzahl von ca. 7—13 per m² beobachtet wurde.

Mytilus edulis.

Buhnen-Linie.

Auf dieser Linie kommt *Mytilus* besonders in der äussersten Zone des Wattes vor, wo die Art, wie vorstehend erwähnt, Bänke von imponierender Grösse bildet. Die Stückzahl von *Mytilus* auf den Bänken ist beträchtlich (ca. 2000—12000 St. per m² mit einem entsprechenden Rohgewicht von ca. 9500—32000 g), sodass die Tiere geradezu aufeinandergeschichtet liegen müssen, um Raum zu finden. Die Mytilusbänke liegen auf der Buhnen-Linie von ca. 375—500 m v. 0′; ausserhalb dieser Gebiete finden sich nur einzelne, losgerissene Miesmuscheln da und dort auf dem Watt bis zu 200 m v. 0′.

Wie auf der Karte (Abb. 2) gezeigt, gibt es an den eigentlichen Skallingwatten entlang nur Mytilusbänke von der Spundwand und nordwärts bis vor die Südspitze Langlis. Übrigens sind sie im ganzen mittleren Teil der Bucht um die grösseren Rinnen herum vorhanden und können wie z. B. vor dem Sædenstrand Leuchtfeuer so reich entwickelt sein, dass sie bis zu 75 kg *Mytilus* per m² tragen.

Wie früher angeführt, findet Ansiedeln der 0-Gruppe hauptsächlich nur auf den Bänken statt, ausserhalb derselben wird die angesetzte Brut u. a. mangels fester Unterlage schnell zugrundegehen (vgl. S. 42).

Auf den Bänken leben ausser *Mytilus* auch *Cardium* und *Macoma*, jedoch immer in äusserst geringer Anzahl. Dafür scheinen die Bänke der Lieblingswohnort *Littorinas* zu sein, und fügt man hinzu, dass die Miesmuscheln auch einer ansehnlichen Anzahl *Balanus improvisus* als

Unterlage dienen, sind in der Hauptsache die grössten Tierformen genannt worden, welche diese scharf umrissenen, eigenartigen Teile des Wattes besiedeln.

Fernsprechhaus-Linie.

Auf dieser Linie sind keine Mytilusbänke.

Littorina littorea.

Buhnen-Linie (Abb. 85).

Trotz der früher besprochenen Beweglichkeit dieser Art liegt ihre Verteilung auf das Watt doch innerhalb recht enger Grenzen. Vor allem tritt sie auf den Muschelbänken auf, wo sie in einer Anzahl von 230—330 St. per m² (Rohgewicht 160—260 g) vorhanden ist; ausser-

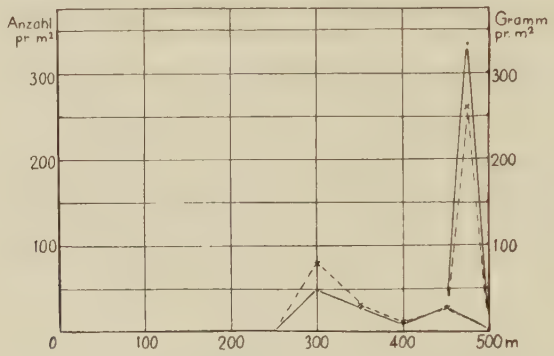


Abb. 85. Die Verteilung von *Littorina littorea* auf die Buhnen-Linie ($^{16}/_{10}$—$^{1}/_{11}$ 1933). 475 m v. 0′ sind die Zahlen von einem Muschelbank angegeben.

dem findet man gewöhnlich von 200—300 m v. 0′ und weiter hinaus zerstreute Individuen (Abb. 104). Die Anzahl kann ziemlich stark schwanken, liegt aber zwischen 7—67 per m² (Rohgewicht 5—47 g).

Die 0-Gruppe scheint vorzugsweise auf den Bänken aufzutreten; erst wenn sie Grössen von einem halben cm in der Höhe erreicht hat, findet man sie auf Streifzügen über das Watt.

Fernsprechhaus-Linie.

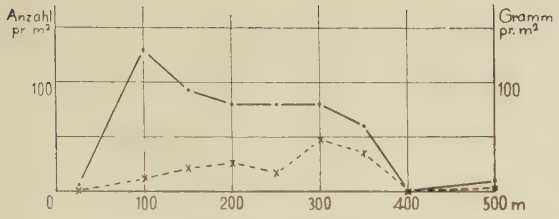
Nur ganz ausnahmsweise wurden Littorinen auf dieser Linie gefunden, wahrscheinlich mit *Fucus* od. ähnl. herangefrachtet.

Nereis diversicolor.

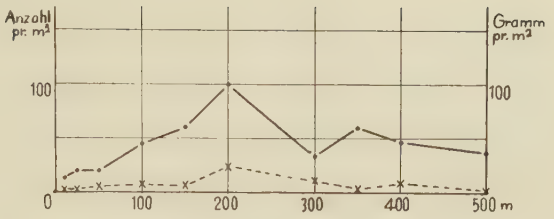
Buhnen-Linie (Abb. 86—90).

Während diese Art nach den Angaben in den meisten anderen Wattenuntersuchungen (u. a. Stephen, 1930) sich in den obersten Wattgebieten aufhält, scheint dies auf der Buhnen-Linie nicht Stich zu halten, indem ihr Auftreten hier sich freilich bis zu 10 m v. 0′ erstreckt, aber auch bis an das Hobo Tief fortgeht. Die Lage der maximalen Anzahl wechselt von Jahr zu Jahr innerhalb 100 bis 400 m v. 0′.

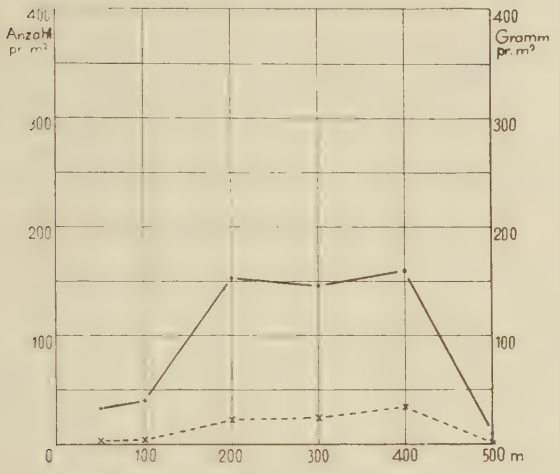
Demgemäss schwankten die Stückzahlen per m² auf den einzelnen Stationen ziemlich stark. Im Sommer 1932 ist das Maximum 130 per m² (12 g), im Sommer 1933 100 per m² (25 g); im Herbst ist der Bestand wesentlich gewachsen und beträgt etwa 150 per m² (22—34 g).



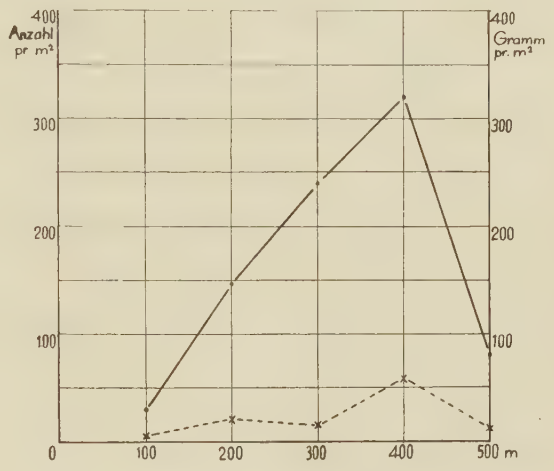
86 (Juli 1932)



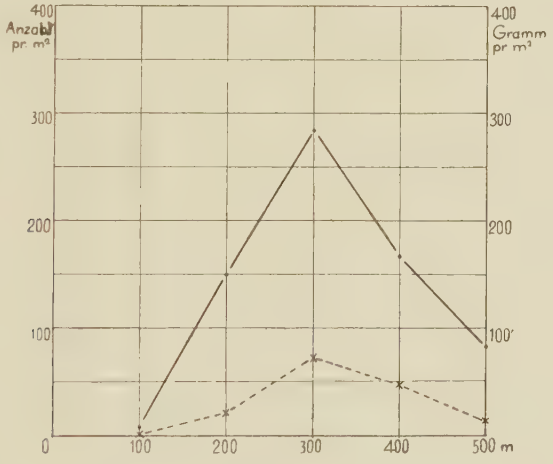
87 (Juli 1933)



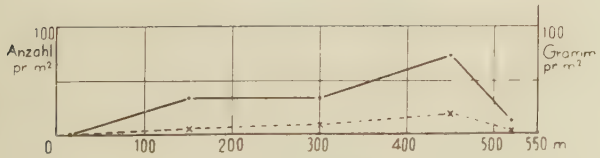
88 ($^{16}/_{10}$ —$^{1}/_{11}$ 1933)



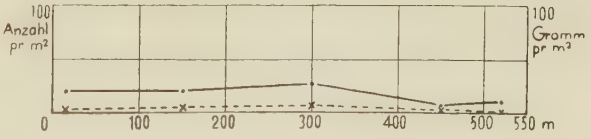
89 ($^{15}/_{3}$—$^{20}/_{3}$ 1934)



90 ($^{15}/_{7}$—$^{15}/_{8}$ 1934)



91 (Juli 1932)



92 (Juli 1933)

Abb. 86—90. Die Verteilung von *Nereis diversicolor* auf die Buhnen-Linie.
Abb. 91—92. Die Verteilung von *Nereis diversicolor* auf die Fernsprechhaus-Linie.

Im Frühling 1934 liegt das Maximum so hoch wie 320 per m^2 (59 g), und auch der Sommer 1934 kann hohe Ziffern aufweisen (Maximum 284 Individuen per m^2 mit Rohgewicht 78 g).

Auf Grund unsrer jetzigen Kenntnis von der Lebensweise der Art ist es sehr schwer, sich über die Ursache dieser Schwankungen auszusprechen, aber der starke Zuwachs vom Sommer bis Herbst 1933 könnte darauf hindeuten, dass das wesentliche Heranwachsen der 0-Gruppe innerhalb dieser Zeit stattgefunden hat, was auch dadurch bestätigt wird, dass die Herbstproben mehr kleine Individuen als die Sommerproben enthalten.

Fernsprechhaus-Linie (Abb. 91—92).

Die Probeentnahmen der Sommer 1932 und 1933 zeigen beide ziemlich niedrige Ziffern; die Art findet sich auf der ganzen Linie und hat im Jahre 1932 ihr Maximum 450 m v. 0′ (73,3 St. per m^2, 18 g), im Jahre 1933 300 m v. 0′ (26,7 per m^2, 6 g). Die Verhältnisse auf dieser Linie deuten im ganzen genommen anscheinend auf ähnliche Schwankungen in der Verteilung der Art wie auf der Buhnen-Linie.

Nephthys hombergi.

Buhnen-Linie.

In diesem Gebiet des Wattes wurde die Art ausschliesslich von 300 m v. 0′ und weiter aussen angetroffen, wie auch das Maximum sich innerhalb des besagten Gebietes von einer Reihe Probeentnahmen zur anderen verschiebt. Die grösste Anzahl ist 90 per m^2 mit 16 g Rohgewicht (Sommer 1932).

Die eigentümlichste Verteilung dieser Art wurde im Frühling 1934 gefunden, als die Art überhaupt nur 500 m v. 0′ genommen wurde. Bei einer Untersuchung der Linie im Frühling 1935 ergab sich dasselbe Verhältnis wieder, und wird man es nicht als blossen Zufall auslegen, könnte es den Anschein haben, als ob *Nephthys* nur im äussersten Wattgebiet den Winter hindurch standhalten könnte; im Frühling bilden diese und andere aus tieferem Wasser stammende Individuen das Ausgangsmaterial neuer Brut und neuer Invasion.

Fernsprechhaus-Linie.

Sowohl im Sommer 1932 als auch 1933 wurde die Art hier nur 450 m v. 0′ in einer Anzahl von 7—13 per m^2 genommen.

Scoloplos armiger.

Buhnen-Linie.

Die Art kommt nur in verhältnismässig geringer Anzahl vor (8—100 per m^2 0,4—3 g), und ihre Verbreitung wechselt sehr; es scheint doch von ca. 150—250 m v. 0′ ein Gebiet zu geben, wo sie in der Regel angetroffen wird; ausserhalb desselben ist sie nur in geringer Anzahl oder gar nicht vorhanden; sie wurde jedoch im Sommer 1934 nur bei 500 m v. 0′ beobachtet.

Fernsprechhaus-Linie (Abb. 93—94).

Auf dieser Linie erscheint die Art in einer beträchtlichen Stückzahl, und ihre Verbreitung blieb sich in den beiden beobachteten Fällen (Sommer 1932 und 1933) gleich; von der Marschkante an (6,7 per m^2) steigt die Anzahl sehr stark bis zum Maximum bei 300 m v. 0′ (374—

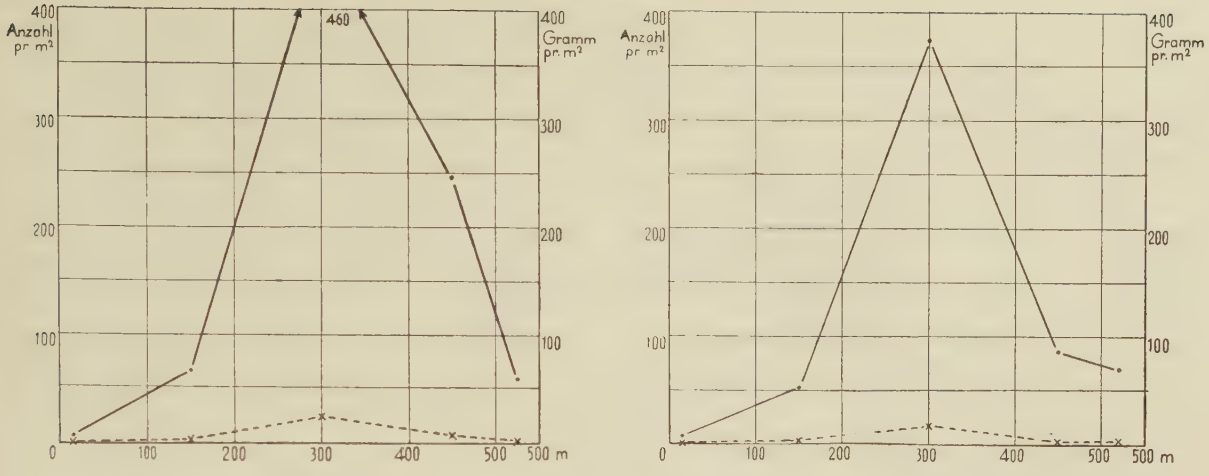


Abb. 93—94. Die Verteilung von *Scoloplos armiger* auf die Fernsprechhaus-Linie (93. Juli 1932; 94. Juli 1933).

460 per m², 18—22 g), um dann ziemlich schnell auf ca. 60—70 per m² am Hobo Tief zu fallen; die Fernsprechhaus-Linie scheint somit für *Scoloplos* eine äusserst günstige Örtlichkeit zu sein.

Heteromastus filiformis.

Buhnen-Linie.

Die Art scheint vorzugsweise von ca. 200 m v. 0′ und weiter aussen in Zahlen vorzukommen, die zwischen 10—40 per m² (0,5—13 g per m²) liegen; ihr Auftreten ist aber nicht sehr konstant.

Fernsprechhaus-Linie.

Heteromastus wurde in Proben von dieser Linie überhaupt nicht gefunden.

Übersicht über die Verteilung der Fauna auf Querschnitte der Watten.

Aus der oben gegebenen Übersicht über Anzahl und Gewicht der einzelnen Arten pro m², wird alles in allem hervorgehen (vgl. auch Abb. 95, 96 und 98, S. 114), dass diese Watten und mit ihnen grosse Strecken im nordeuropäischen Wattenmeer eine ungewöhnlich reiche Fauna besitzen (vgl. z. B. Hecht & Matern, 1930). Auf den Skallingwatten sind für die Infauna allein Rohgewichte von 3—4 kg und 3000—4000 Individuen pro m² nichts Besonderes, und der Reichtum wird um so deutlicher hervortreten, wenn ein paar Zahlen von anderen Meeresteilen und speziell ausserhalb der Gezeitenzone zum Vergleich herangezogen werden.

In den inneren, dänischen Fahrwassern (Kattegat u. a.) liegen die Werte etwa bei 250 g und 400 Individuen pro m² (Maximum 500—1500 g und 600—700 St. pro m², Petersen, 1913). Vom Limfjord werden Gewichte von 700 g und Stückzahlen von 400 pro m² angegeben (Petersen u. Boysen Jensen, 1911). Weitere Beispiele werden von Spärck (1935) angeführt.

Reichere Proben findet man nur da, wo die Epifauna mitgenommen wird, und selbst diese Werte können nicht die der entsprechenden Epifaunaproben der Watten erreichen (vgl.

S. 93). Auch mit gebührender Rücksicht auf die Mängel, welche den Probeentnahmen im tieferen Wasser mit dem PETERSEN-Bodengreifer im Vergleich zu dem vom Verfasser auf den Watten verwendeten Verfahren anhaften, ist es doch berechtigt, den Tierreichtum der Watten hervorzuheben.

Nicht nur die augenblickliche Tiermenge, sondern auch die jährliche Produktion, so wie sie BOYSEN-JENSEN (1919) für den Limfjord berechnet hat, übersteigt wesentlich die Werte, die man dort gewonnen hat. Die grösste jährliche Produktion erstklassiger Fischnahrung war im Limfjord 50—80 g; auf den Skallingwatten (Buhnen-Linie) liegen die Werte für *Cardium* und *Macoma* allein infolge der bis jetzt in derselben Weise durchgeführten Produktionsberechnungen bei etwa 250—1000 g pro m^2. Leider erfordern weitere Berechnungen doch ein noch grösseres Material, als das augenblicklich von Skalling zur Verfügung stehende, und es kann deshalb in dieser Arbeit nicht näher darauf eingegangen werden. Die ganze Frage ist doch von grösster Bedeutung und wird im Gebiet der Ho Bucht weiter verfolgt.

Über die Verteilung der Fauna auf die untersuchten Linien lässt sich Folgendes zusammenfassen:

Buhnen-Linie.

Ein gemeinschaftlicher Zug der Tierarten auf der Probelinie ist, dass sowohl Stückzahlen wie Verbreitungsgebiete im Laufe der Untersuchungsperiode vom Sommer 1931 bis zum Frühling 1935 im Vergleich zu anderen Untersuchungen in der *Macoma*-Gemeinschaft (SEGERSTRÅLE, 1933 u. a.) erstaunlich kleinen Schwankungen unterworfen waren.

Die Lage der Maxima mehrerer hervortretender Arten hat sich innerhalb enger Grenzen so konstant gehalten, dass eine Zerlegung des Querschnitts in eine Reihe durch das Maximum einer einzelnen Art charakterisierter Zonen möglich ist. Von der Marschkante und weiter hinaus werden sie sich folgendermassen verteilen:

ca. 10— 30 m v. 0′: *Hydrobia ulvae.*
ca. 25— 75 m v. 0′: *Pygospio elegans.*
ca. 75—125 m v. 0′: *Corophium volutator.*
ca. 125—250 m v. 0′: *Arenicola marina.*
ca. 250—350 m v. 0′: *Cardium edule.*
ca. 350—450 m v. 0′: *Macoma baltica*[1]).

Die einzelnen Arten legen demnach in ihrer Verbreitung eine ziemlich grosse Selbständigkeit an den Tag; Arten, von denen man behaupten darf, dass sie durchaus dieselben Gebiete vorziehen, lassen sich schwerlich finden.

Die Maxima der einzelnen Arten auf der Buhnen-Linie sind in der Regel nicht als absolute Optima anzusehen; für ein paar Arten (*Cardium* und *Hydrobia*) mag es vielleicht der Fall sein, aber sonst wird man an anderen Örtlichkeiten unter besonderen Verhältnissen jede einzelne Art in noch grösserer Anzahl vertreten finden.

[1]) Es ist fraglich, ob *Macoma* innerhalb oder ausserhalb der *Cardium*zone auf der Buhnen-Linie eingefügt werden soll. Im Vergleich zu der Fernsprechhaus-Linie und den Verhältnissen an anderen Örtlichkeiten (vgl. z. B. STEPHEN, 1930), wo *Macoma* ihr Hauptgebiet oberhalb dessen von *Cardium* hat, wäre es vielleicht natürlicher die erste Möglichkeit zu wählen.

Unter den im Schema nicht angeführten Arten scheinen einige die äusseren Wattgebiete vorzuziehen (*Mya*, *Scrobicularia*, *Mytilus*, *Littorina* und *Nephthys* von ca. 200 m v. 0′), während andere unabhängiger scheinen, indem ihr Maximum bald in diesem bald in jenem Wattgebiet liegt (*Nereis*); wieder andere finden sich in so geringer Anzahl, dass eine Beurteilung zweifelhaft wird (*Scoloplos*, *Heteromastus*).

Sollte man es andrerseits versuchen, trotz der vielen Verschiedenheiten der Detaillen für grössere Gürtel des Wattes gewisse gemeinschaftliche Züge der Fauna herauszufinden, scheint auf Grund faunistischer Untersuchungen nur eine charakteristische Einteilung möglich, und zwar die in einen inneren, wesentlich von kleinen Formen wie *Hydrobia*. *Pygospio* und *Corophium* besiedelten Gürtel (ca. 0—125 m v. 0′) und ein äusseres, durch grössere Arten wie *Arenicola*, *Cardium*, *Macoma* und andere charakterisiertes Gebiet.

Hiermit kommen wir also auf den in der Einleitung dieses Kapitels erwähnten, von C. Wesenberg-Lund und Th. Mortensen aufgestellten Ausgangspunkt zurück, nur um noch einen Grad erweitert, indem man auf der Buhnen-Linie von einem inneren *Hydrobia-Pygospio-Corophium*-Gürtel und einem äusseren *Arenicola-Cardium-Macoma*-Gürtel sprechen kann.

Die Erwähnung der Faunagebiete auf der Buhnen-Linie wäre doch lückenhaft, ohne die Mytilusbänke im äusseren Wattgebiet zu nennen. In diesen wohl abgegrenzten Gebieten haben die Epifauna-Arten *Mytilus edulis*, *Littorina littorea* und *Balanus improvisus* je ihr ausgesprochenes Maximum.

Wenn man die Verbreitungsverhältnisse nicht nur in faunistischer Beziehung betrachtet, sondern auch die im Vorstehenden gegebenen Aufschlüsse über gewisse physikalisch-chemische Faktoren und die Ernährungsweise der Tiere mit einbezieht, kann man die Zonierung auf eine solche Art und Weise analysieren, dass man von den tatsächlichen Verhältnissen einen besseren Eindruck gewinnt, und auf Grund der Analyse eine Einteilung geben kann, die im Prinzip auf weit grössere Gebiete verwendbar ist. — Die in dieser Verbindung berücksichtigten Faktoren sind Wasserbedeckungszeit und Grundwasserstand im Wattenboden.

Genügen sowohl die Wasserbedeckungszeit als auch der Grundwasserstand, und sind die übrigen Faktoren günstig, sind für das Vorkommen aller hier behandelten Arten die erforderlichen Bedingungen vorhanden.

Beschränkt sich die Wasserbedeckungszeit dagegen auf ein gewisses Minimum (hochliegende Wattflächen) wirkt sich dieser Faktor, unerachtet sonst guter Bedingungen wie z. B. hohen Grundwasserstandes, auf eine Reihe Tierformen begrenzend aus, unter denen die »Suspensionfeeders« ihrer Lebensweise gemäss am stärksten hervortreten (*Cardium*, *Mytilus*, *Mya* u. a., vgl. S. 54); an diese können sich möglicherweise einzelne andere Arten anschliessen (z. B. *Littorina*).

Die übriggebliebenen Arten, die vorwiegend »Depositfeeders« sind, werden gleichfalls auf Änderungen im Grundwasserstand des Wattenbodens bei Ebbe verschieden reagieren. Dieser Faktor wird sozusagen unabhängig von der Wasserbedeckungszeit aber in Verbindung mit gewissen anderen Faktoren auf einen Teil der Tierformen des Wattes begrenzend eingreifen, sobald das Grundwasser ein gewisses Stück unter die Oberfläche sinkt. Die hier in Frage kommenden Formen sind zuerst *Macoma*, *Arenicola* und *Scoloplos* (vgl. S. 55), die unter sonst guten Bedingungen in sowohl den oberen wie den niederen Zonen des Wattes vorkommen können, wenn nur der Wattenboden immer genügend feucht ist (vgl. die Fernsprechhaus-Linie).

Als eine letzte Gruppe seien endlich einige kleine Formen genannt (*Hydrobia*, *Pygospio*

und *Corophium*), die innerhalb sehr weiter Grenzen von regelmässiger Überflutung und hohem Grundwasserstand bei Ebbe unabhängig scheinen; diese Arten sind deshalb besonders imstande, in den allerhöchst liegenden, ziemlich stark abfallenden Gebieten des Wattes (z. B. dem obersten Teil der Buhnen-Linie) zu leben.

Diese Gruppierung der Wattenfauna wurde an vielen verschiedenen Örtlichkeiten beobachtet und wird gewiss für sehr grosse Strecken Geltung haben, wenn auch gewisse andere Faktoren (Bodenart u. a.) mehr oder weniger modifizierend eingreifen können. Während die Grenze zwischen den beiden ersteren Gruppen sich in der Natur ohne besondere Hilfsmittel oft nur schwer ziehen lässt, ist die letztere Gruppe in der Regel schärfer umrissen. Aus praktischen Gründen kann es deshalb berechtigt sein, die Arten der beiden ersteren Gruppen in den äusseren *Arenicola-Cardium-Macoma*-Gürtel zusammenzufassen, während der *Hydrobia-Pygospio-Corophium*-Gürtel in beiden Fällen beibehalten wird.

Fernsprechhaus-Linie.

Versucht man auf dieser Linie, die Arten in derselben Reihenfolge wie auf der Buhnen-Linie durchzunehmen, wird es sich ergeben, dass die drei Formen, welche auf der Buhnen-Linie den inneren Gürtel bildeten, so dürftig vertreten sind, dass man auf der Fernsprechhaus-Linie kaum von einem entsprechenden Gürtel reden darf. *Hydrobia*, die im innersten Gebiet der Buhnen-Linie vorkam, ist hier in der ganzen Ausdehnung der Linie nur in ganz niedrigen Stückzahlen vorhanden (ca. 1000 per m^2), und *Pygospio* tritt nirgends in grösseren Zahlen als denjenigen auf, welche dem Vorkommen ausserhalb ca. 150 m v. 0′ auf der Buhnen-Linie entsprechen (ca. 5000—6000 per m^2). Eigentlich zeigt nur *Corophium* einen Ansatz dazu, den inneren Gürtel auf der Fernsprechhaus-Linie zu vertreten, indem die Art im Sommer 1933 ca. 15 m v. 0′ ein recht deutliches Maximum von etwa 1100 St. per m^2 zeigte.

Von den früher besprochenen Formen findet man in Übereinstimmung mit dem oben Gesagten die »Depositfeeders« *Arenicola* und *Macoma* über die ganze tümpelbedeckte Fernsprechhaus-Linie gleichmässig verteilt; *Arenicola* gewöhnlich in grösseren Stückzahlen als auf der Buhnen-Linie, *Macoma* in geringeren. Was dagegen die »Suspensionfeeders« betrifft, wird nur *Cardium* im einen Sommer in den höheren Teilen des Watts innerhalb ca. 150 m v. 0′ gefunden, und ihr Hauptgebiet (mit 250–1500 Individuen per m^2) liegt augenscheinlich erst 300—450 m v. 0′, wo die Wasserbedeckung schon länger dauert.

Von den übrigen unter der Buhnen-Linie erwähnten Formen wurden *Mya* und *Nephthys* ein einziges Mal gefunden, während sowohl *Scrobicularia*, *Littorina* als auch *Heteromastus* fehlen. *Nereis* kommt ähnlich wie auf der Buhnen-Linie vor, wenn auch in geringeren Stückzahlen, während *Scoloplos*, wie *Arenicola*, auf der Fernsprechhaus-Linie unter sehr günstigen Bedingungen zu leben scheint; die Art tritt in den beiden Jahren mit einem 300 m v. 0′ gelegenen, sehr ausgesprochenen Maximum auf (370—460 Individuen per m^2). Mytilusbänke fehlen auf der Fernsprechhaus-Linie gänzlich.

Vergleicht man die Buhnen-Linie mit ihren drei wohlentwickelten Faunagebieten: dem *Hydrobia-Pygospio-Corophium*-Gürtel, dem *Arenicola-Cardium-Macoma*-Gürtel und den Mytilusbänken mit der Fernsprechhaus-Linie, gelangt man zu dem Ergebnis, dass die letztere Linie als eine modifizierte Form betrachtet werden kann, indem der innere Gürtel fast ganz verwischt ist, sodass der äussere in einer beschränkten Gestalt (vorwiegend durch »Depositfeeders« vertreten) die ganze Linie in Anspruch nimmt, und dabei die Mytilusbänke fehlen.

Mit Rücksicht auf das Tierleben auf Watten mit sandigem und schlickgemischtem Boden scheinen die auf Skalling untersuchten Probelinien in der Hauptsache zwei hervortretende Typen zu vertreten, die sich in derselben Form oder durch Kombinationen und Variationen verbunden an den Küsten der Nordsee immer wiederfinden lassen.

Es wurde dem Verfasser Gelegenheit geboten, eine Reihe orientierender Untersuchungen in ähnlichen Gezeitengebieten auf verschiedenen Stationen an der Nordsee in Dänemark, Deutschland, Holland, England und Schottland vorzunehmen, und in jedem Falle war es augenfällig, dass dieselben hier behandelten Prinzipien sich wiederholten, wenn auch verschiedene örtliche Verhältnisse natürlich oft mit einspielen konnten. In gewissen schottischen Fjorden hat Stephen (1928 -1934) so ausser den hier erwähnten Faunatypen vom Tidengebiete noch eine *Tellina tenuis*-Zone und ausserhalb derselben eine *Donax vittatus*-Zone nachgewiesen. Diese beiden Typen findet man doch vorzugsweise an offeneren Küsten als den hier behandelten. Vergleiche mit den in der Literatur bisher vorliegenden Untersuchungen werden wegen der Ungleichartigkeit des Materials doch augenblicklich nicht zu allgemeingeltenden Aufschlüssen über die Beziehungen der Fauna zu den äusseren Faktoren führen können.

Im Hinblick auf eine solche Übersicht wäre es deshalb erwünscht, ob die Forscher, die die Gezeitenfauna bearbeiten, in Verbindung mit den allgemeinen biologischen Studien die Untersuchungen über die Ökologie der Gezeitenzone mit grösserer Rücksichtnahme auf gleichartige und exakte Messungen von sowohl den wichtigsten äusseren Faktoren wie den quantitativen Verhältnissen der Fauna durchführen könnten.

ERÖRTERUNG ÜBER DAS VERHÄLTNIS ZWISCHEN FAUNA UND ÄUSSEREN FAKTOREN AUF DEM WATT.

Als Grundlage der Schlussfolgerungen in bezug auf die Wechselbeziehung zwischen den äusseren Faktoren und den Faunaelementen des Wattes, so wie sie in der Verteilung der Tiere auf das Watt zum Ausdruck kommt, wurde es im Vorstehenden versucht, verschiedene Prämissen aufzustellen. Von dem Standpunkt unsres heutigen Wissens aus, darf man aber bei solchen Betrachtungen nicht erwarten, erschöpfende Ergebnisse zu erzielen, dazu sind die Unsicherheitsmomente noch zu gross, aber als ein Schritt in dieser Richtung wird der Versuch, soweit es das Material gestattet, doch hier durchgeführt werden.

Hier wird zuerst der Einfluss der einzelnen Faktoren auf die verschiedenen Faunaelemente analysiert, dann werden die Ergebnisse durch eine Übersicht über die Beziehungen der einzelnen Tierarten zu verschiedenen Faktoren zusammengefasst.

Der Einfluss der Faktoren kann teils in positiver, teils in negativer Richtung gehen; bei einer Analyse der Verbreitungsgrenzen auf einem Querschnitt des Wattes werden besonders die negativen Wirkungen von Interesse sein. Solche Wirkungen können für die Verbreitung einer Art absolut begrenzend, oder sie können bloss modifizierend sein, indem sie z. B. die Individuenzahl per m^2, die Individuengrösse od. ähnl. herabsetzen; eine Unterscheidung zwischen den beiden Wirkungen wird aber naturgemäss nicht immer scharf sein.

In dem Minimumsgesetz Liebigs findet die Regel Ausdruck, dass sofern ein lebenswichtiger Faktor mit Werten unter dem für einen Organismus bei normaler Lebenstätigkeit erforderlichen Mindestmass auftritt, wird er auf das Gedeihen des Organismus eine beschränkende Wirkung ausüben, unerachtet dass die übrigen lebenswichtigen Faktoren reichlich vorhanden sind.

Ohne Zweifel lässt sich eine solche Betrachtung auch an der Wattenfauna verwenden, da es aber in der Natur überaus schwierig ist, die Wirkungen der einzelnen Faktoren zu unterscheiden, und da die speziellen Analysen schwer zu unternehmen sind, wird es augenblicklich nur in einer beschränkten Anzahl von Fällen möglich sein, die Analyse im Hinblick auf jeden einzelnen Faktor zu Ende zu führen. In den meisten Fällen muss man mit Gruppen von zusammenwirkenden Faktoren operieren.

Die Bodenart.

Es ist mehrmals von verschiedenen Forschern nachgewiesen worden, dass die Bodenart (oder etwa daran geknüpfte Faktoren) für die Verbreitungs- und Mengenverhältnisse gewisser Tierformen von Bedeutung ist.

Begrenzende Wirkung wurde unter den Tierformen der Skallingwatten auf *Scrobicularia plana* festgestellt, deren Verbreitungsgebiet nur innerhalb des Schlickgürtels der Buhnen-Linie von ca. 200—500 m v. 0′ fällt. Wie früher erwähnt, übt die Bodenart auch im tieferen Wasser dieselbe Wirkung auf die Art aus (vgl. S. 49), und noch weitere Beispiele könnten von anderen Wattenlokalitäten erwähnt werden, wo *Scrobicularia* ausschliesslich an schlickhaltigen Stellen des Wattenbodens in scharf umrissenen Flecken vorkam, während die Art in dem umgebenden Sandboden trotz sonst gleichartiger Bedingungen nicht vorhanden war.

Modifizierende Wirkungen treten mit Rücksicht auf *Arenicola* hervor. Diese Art ist infolge ihrer Ernährungsweise schlechter gestellt, je schlickhaltiger und bindiger der Boden ist (vgl. S. 42). Das Verhältnis tritt bei einer Betrachtung der Verteilungskurve auf der Buhnen-Linie deutlich an den Tag (Abb. 57—62); während das Maximum auf dem Sandboden ca. 150—250 m v. 0′ liegt, wird die Anzahl weiter aussen nach Massgabe der zunehmenden Schlickmenge des Bodens recht schnell zurückgehen, sodass die Art von ca. 300—500 m v. 0′ in ziemlich geringer Anzahl vorkommt. Ausserhalb 500 m v. 0′, wo die Schlickmenge wieder abnimmt, steigt die Anzahl dementsprechend (vgl. Abb. 57—58). Betrachtet man ferner die Linie zwischen 200 m v. 0′ auf der Buhnen-Linie und einem Punkt etwas südlich von 500 m v. 0′ auf der Fernsprechhaus-Linie, die die Schlickgebiete umgeht, wird man überall einen gleichartigen, zahlreichen Bestand finden (Abb. 57). Die grosse Anzahl von Sandwürmern auf der Fernsprechhaus-Linie, wo der Boden ausschliesslich aus Sand besteht, bestätigt auch die hier vorgebrachte Anschauung.

Auch *Scoloplos armiger*, dessen Lebensart bis zu einem gewissen Grade an die von *Arenicola* erinnert (der Wurm ist ebenfalls ein »Bodenfresser«) scheint von dem Schlickgehalt des Bodens merkbar beeinflusst zu werden (vgl. S. 49); jedenfalls tritt er in dem reinen Sandboden auf der Fernsprechhaus-Linie am meisten hervor.

Die übrige Arten scheinen im grossen ganzen von den auf den Skallingwatten auftretenden Änderungen der Bodenart unbeeinflusst.

Die Wasserbedeckungszeit.

Dieser Faktor übt auf die Fauna sowohl unmittelbar wie auch mittelbar durch das Zusammenwirken mit verschiedenen Faktoren einen weitverzweigten Einfluss aus. Betrachtet man ihre Wirkung hauptsächlich in Verbindung mit der Respiration und der Nahrungsaufnahme der Tiere, können folgende Verhältnisse hervorgezogen werden:

Begrenzende Wirkung hat die Zeit der Wasserbedeckung auf die Wattenfauna im ganzen genommen, indem keins der marinen Tiere des Wattes höher geht, als das Wasser bei Fluten reichen kann; eine ganz eindeutige Feststellung davon, wie hoch die Wattenformen gehen können, gelang es auf Skalling nicht zu erzielen, die Grenze liegt aber jedenfalls über dem (für 1933) berechneten Niveau des jährlichen Mittelhochwassers, wenn sie auch wiederum entschieden unter den höchsten Wasserständen liegt, welche mit ziemlich langen Zwischenräumen unter aussergewöhnlichen Hochwassern vorkommen können. Die Grenze auf den flachgeböschten Watten wird schätzungsweise zwischen 0 und 5 % Wasserbedeckung liegen.

Diese obere Grenze wird doch nur für einzelne Arten wie *Hydrobia* und *Pygospio* direkte Bedeutung haben; für die übrigen aber, deren Verbreitung aufhört, ehe diese Grenze erreicht wird, ist es weit schwieriger, die Bedeutung der Wasserbedeckungszeit nachzuweisen[1]).

[1]) Eine scharfe Sonderung zwischen der Wirkung der Zeitdauer der gesamten Wasserbedeckung und der Bedeutung der langen Trockenlagen lässt sich leider augenblicklich nicht durchführen.

Betrachtet man die vorliegenden Verhältnisse, scheint es berechtigt, zwischen der Wasserbedeckungszeit und der Verbreitung von Formen wie *Mytilus*, *Littorina*, *Mya*, *Nephthys* und vielleicht auch *Cardium* eine Beziehung vorauszusetzen. Von den vier ersteren gilt es, dass sie auf Skalling von ca. 200—500 m v. 0′ der Buhnen-Linie angetroffen werden, während *Mya* und *Nephthys* zugleich auf der Fernsprechhaus-Linie ca. 150—450 m v. 0′ vorkamen.

Mytilus edulis und *Littorina littorea* kommen also auf Skalling ausschliesslich in Gebieten mit 30—60 prozentiger Wasserbedeckung vor, und von mehreren Stellen an anderen Örtlichkeiten mit steileren Gezeitenküsten wird es bekannt sein, dass diese Formen eben einen Gürtel bevorzugen, der in der Mitte zwischen der Hochwasser- und der Niedrigwasserlinie, vielleicht näher an der ersteren, liegt (vgl. z. B. Jensen u. Spärck, 1934, Gowanloch u. Hayes, 1927).

Mit Bezug auf *Littorina* weichen die Angaben doch ab (z. B. Colman, 1933, S. 461), da aber die aus verschiedenen Örtlichkeiten stammenden Individuen physiologisch verschieden sein können (Gowanloch u. Hayes, 1927), ist es schwer, direkte Vergleiche anzustellen.

Die Verbreitung von *Mya* ist freilich unter Bezugnahme auf einen ständigen Rückgang des im Gebiet vorhandenen Bestandes zu betrachten, da aber von anderen Stationen (Woods Hole; Wilton, 1929, S. 7) gründliche Untersuchungen vorliegen, welche die darauf hindeutenden Beobachtungen bestätigen, dass die obere Begrenzung von *Mya* mit der Zeit der Wasserbedeckung in Zusammenhang steht, scheint es berechtigt, dies hier anzuführen. Die obere Grenze sollte dann auf Skalling bei einer Wasserbedeckung von etwa 20—30 % liegen. Nach den bisherigen Untersuchungen scheint auch *Nephthys* durch Wasserbedeckungsprozenten weniger als 30 begrenzt zu werden.

Was *Cardium* betrifft, muss es an dieser Stelle genügen, die Tatsache zu erwähnen, dass die Art nur in sehr geringer Anzahl an Stellen vorkommt, wo das Wasserbedeckungsprozent weniger als 18—20 beträgt. Das Verhältnis wird nachstehend unter der Behandlung der Temperatur näher erwähnt werden.

Die modifizierende Wirkung der Wasserbedeckungszeit ist im wesentlichen nur mit Bezug auf *Cardium* augenfällig; wie unter den Wachstumsverhältnissen erwähnt (S. 74), nehmen die Individuen desselben Jahrganges von der Ebbelinie und aufwärts an Grösse ab.

Grundwasserstand und Feuchtigkeitsgrad des Bodens.

Begrenzenden Einfluss kann der Grundwasserstand nur auf der Buhnen-Linie haben (vgl. S. 20), die Verhältnisse sind aber dafür so ausgesprochen, dass eine Analyse sich mit ziemlich grosser Sicherheit durchführen lässt. Das Grundwasser und der Feuchtigkeitsgrad im Wattenboden werden vor allen Dingen solche Formen beeinflussen, die bei der normalen Lebenstätigkeit Tümpel an der Oberfläche oder nur eine gewisse Bodenfeuchtigkeit während des grössten Teils der Trockenlage fordern. Von solchen seien *Macoma* und *Scrobicularia* sowie *Arenicola*, *Nereis*, *Scoloplos* und *Heteromastus* genannt. Die drei Formen im Binnengürtel des Wattes, *Hydrobia*, *Pygospio* und *Corophium* sollen später besprochen werden. Von den erstgenannten Arten komm *Scrobicularia* aus anderen Gründen in dem hier in Betracht kommenden Wattgebiet nicht vor, und von *Heteromastus* und *Scoloplos* steht ein so geringes Material zur Verfügung, dass eine Beurteilung unsicher wird. Es erübrigen sich dann *Macoma*, *Arenicola* und *Nereis*.

Von diesen fordert *Macoma*, dass der Grundwasserstand während des grössten Teils der Trockenlage so hoch sein muss, dass in den Niederungen noch Tümpel zurückstehen; dies

wird man gewöhnlich bis zu ca. 100—50 m v. 0′ (Abb. 102) finden, und gerade so weit innen wird *Macoma* auch vorkommen (vgl. Abb. 74—80).

Den Arten *Arenicola* und *Nereis* kommt es nur darauf an, dass der Boden hinlänglich feucht ist, und den im inneren Teil der Buhnen-Linie herrschenden Verhältnissen gemäss (siehe S. 20 und Abb. 57—62) wird das Vorkommen von *Arenicola* ca. 30 m v. 0′ aufhören, wo der Grundwasserstand während des grössten Teils der Trockenlage bis zu 25 cm unter der Oberfläche liegt (Abb. 7), und somit gerade in die Tiefe hinabreicht, zu der sich der Wurm eingräbt (vgl. S. 42). Ausserdem trocknen die Oberflächenschichten dieser Station ziemlich stark aus. Während dieser Punkt also auf der Buhnen-Linie für das Auftreten des Sandwurms die absolute Grenze bildet, sind die Verhältnisse der Bodenfeuchtigkeit schon 125—150 m v. 0′ so schlecht, dass hier ein erheblicher Rückgang der Stückzahl per m^2 erfolgt.

Da *Nereis* mit Bezug auf Nahrungsaufnahme und Respiration schlechtere Bedingungen anscheinend besser als *Arenicola* verträgt, findet sich diese Art bis zu ca. 10 m v. 0′.

Der modifizierende Einfluss der beiden hier genannten Faktoren wurde mit Bezug auf *Arenicola* schon erwähnt; für andere Arten war es nicht möglich, eine entsprechende Wirkung nachzuweisen. Für *Hydrobia* und *Pygospio* scheinen die vorhandenen Verhältnisse des Grundwassers und der Bodenfeuchtigkeit dank einem starken Gehäuse bzw. einer dichten Schleimröhre keine Rolle zu spielen; *Corophium*, dessen Röhre nicht so dicht ist, scheint im Vergleich zu den beiden obengenannten Formen in weniger trockenen Gebieten gefunden zu werden.

Der Sauerstoff- und Schwefelwasserstoffgehalt des Wattenbodens.

Diese Faktoren werden aus früher erwähnten Gründen (S. 62) hier nicht näher besprochen werden.

Temperaturverhältnisse.

Die Temperaturverhältnisse auf dem Watt spielen in den grössten Teilen als direkt begrenzende oder modifizierende Faktoren keine Rolle; dafür werden sie aber in extremen Fällen um so stärker auf die Wattenfauna mit entscheidender Wirkung eingreifen. Die höchsten auf den Skallingwatten bisher beobachteten Temperaturen kommen auf der Buhnen-Linie vor und liegen nahe an 28° (siehe Abb. 8), sodass gewisse Tiere des Wattes davon beeinträchtigt werden könnten; da diese Temperaturen indessen wesentlich in den obersten Bodenschichten vorkommen, werden sie nur die Oberflächenformen beeinflussen, und unter diesen zeigen nur *Mytilus* und *Cardium* eine herabgesetzte Tätigkeit bei den genannten Temperaturen (vgl. S. 66—67). *Mytilus* lebt in den äussersten Wattgebieten, wo die Wasserbedeckungszeit über 30—35 % ausmacht, sodass in diesen feuchten Gebieten eine Wärmeeinwirkung gewiss nie oder nur in aussergewöhnlichen Fällen nachteilige Werte erreichen wird.

Anders liegen die Verhältnisse im oberen Teil der Buhnen-Linie ca. 50 m v. 0′. Zu verschiedenen Jahreszeiten wurden 350 m v. 0′ mehrere tausend Cardien geholt und auf dieser Station ausgelegt; in der nachfolgenden Zeit wurden Beobachtungen darüber gemacht, wieweit der Bestand lebte oder nicht; es ergab sich dann, dass z. B. die Mitte August 1933 ausgestreuten Tiere bei den Besichtigungen im Oktober 1933 und im März-April 1934 noch aufs beste gediehen, wogegen sie Mitte Juli alle eingegangen waren. Eine neue Auslegung folgte im August 1934 nach, und diese Tiere lebten noch, als sie im November 1934 und Mai 1935 besichtigt wurden.

Sofern man Folgerungen daraus ziehen darf, wird es also heissen, dass Cardien, die ca. 50 m v. 0′ auf der Buhnen-Linie ausgelegt werden, in der Zeit zwischen den Monaten

Mai und August absterben, wogegen sie vom August bis Mai ausgezeichnet gedeihen. Im grossen ganzen werden sie im ersteren Falle recht oft ziemlich langen Trockenlagen bei kräftiger Wärmeeinwirkung ausgesetzt sein; im Monat August ist das Wetter gewöhnlich unruhiger, und die Trockenlagen sind infolgedessen kürzer; dabei ist die Temperatur wieder fallend. Sieht man die Sache von einem physiologischen Gesichtspunkt aus, lässt sich vielleicht deshalb sagen, dass in der Zeit vom Mai bis Juli die hohe Temperatur im Wattenboden ca. 50 m v. 0′ bewirkt, dass die Cardien mit der vorhandenen Wasserbedeckungszeit sich eine dem bei der erhöhten Temperatur stark gesteigerten Stoffwechsel entsprechende Nahrungsmenge nicht verschaffen können; bei den niedrigeren Temperaturen lässt sich dies dagegen tun. Es sei bemerkt, dass auf kürzere Zeit anhaltende Temperaturen von etwa 28° sich nicht direkt tötend auf *Cardium* auswirken, liegt aber längere Zeit hindurch die Durchschnittstemperatur unter den hier erwähnten Bedingungen verhältnismässig hoch, scheinen unter Bezugnahme auf den beobachteten Sauerstoffbedarf (siehe S. 66) keine Umstände vorzuliegen, die die angeführte Erklärung entkräften könnten. Es lässt sich also denken, dass die Temperaturverhältnisse nebst versagender Nahrungszufuhr (Wasserbedeckung) die Ursachen sind, dass *Cardium* normalerweise nicht weiter hineingeht als bis ca. 75—100 m v. 0′ auf der Buhnen-Linie (vgl. Spärck, 1926).

Über die Bedeutung von Frostperioden für das Tierleben des Wattes wurden, wie vorstehend erwähnt, keine direkten Beobachtungen gemacht, eine ganze Reihe biologischer Verhältnisse deutet aber stark darauf hin, dass ein Eiswinter wie im Jahre 1928—29 für die Wattenfauna verhängnisvolle Umwälzungen mit sich führt, sodass die Nachwirkungen sich mehrere Jahre darauf verschiedentlich spüren lassen (siehe S. 71); wieweit solche Wirkungen auch an der Verteilung der Faunaelemente durchgreifend ändern können, lässt sich erst durch direkte Observationen feststellen.

Nahrungsstoffe.

Die Verteilung der Nahrungsstoffe kann wie oben erwähnt in Verbindung mit der Zeit der Wasserbedeckung die Individuenzahlen und -grössen gewisser Tierformen modifizieren; nur unter Verhältnissen wie die für Cardium erwähnten (siehe oben) ist sie aber als ganz unzulänglich zu bezeichnen, wodurch sie gewissermassen auch als begrenzender Faktor mitwirken kann.

Die modifizierende Wirkung auf »Suspensionfeeders« hängt vom Gehalt des Flutwassers an Nahrungsstoffen und von dem Strom und der Wasserbedeckungszeit ab; mit Bezug auf die übrigen Ernährungstypen wird es teils eine Frage über die Zufuhr von Nahrungsstoffen mit dem Flutwasser, teils eine Frage über die Ablagerungsmöglichkeiten (vgl. S. 32) sein. Solange man nichts Näheres über die Nahrung der Wattenfauna weiss, ist eine wirkliche Schätzung der Bedeutung dieses wichtigen Faktors doch nicht möglich (vgl. S. 57).

Biologische Konkurrenz.

Im Vorstehenden wurden die Ursachen zur Begrenzung verschiedener Tierformen nach innen der Hochwasserlinie zu erwähnt, sodass es sich gewissermassen sagen lässt, warum die Tiere vom äusseren Faunagürtel nicht in das Gebiet des inneren übergehen; andererseits war es nicht möglich, physikalisch-chemische Faktoren anzugeben, welche die Formen des inneren Gürtels daran sollten hindern können, sich in grosser Zahl über die sonst günstigen Gebiete im äusseren Teil des Wattes auszubreiten; es liegt deshalb nahe, wie bei einer Betrachtung der Tiergemeinschaften im ganzen genommen (Petersen, 1913, S. 28), die Erklärung darin zu

suchen, dass gewisse grössere Formen, die unter die günstigen Verhältnisse im äusseren Gürtel gehören, die kleinen Formen vom inneren Gürtel zu verdrängen vermögen, sobald diese ausserhalb ihres besonderen Verbreitungsfeldes in den höher liegenden Wattgebieten geraten.

Was die Frage über die Konkurrenz betrifft, wird, von den verhältnismässig wenigen ortsgebundenen Raubtieren des Watts abgesehen, hauptsächlich von Platzkonkurrenz und Nahrungskonkurrenz die Rede sein; in einer ganzen Reihe von Fällen wird die Platzkonkurrenz am schwersten wiegen. In dem Falle ist die Konkurrenz am stärksten zwischen denjenigen Formen, welche dieselben Bodenschichten bewohnen oder auf verschiedene Art und Weise imstande sind, auf dieselben Bodenschichten einen Einfluss auszuüben.

Zur Beleuchtung der Frage ist über die Verhältnisse *Corophiums* das grösste Material eingesammelt worden. Wie angeführt finden sich die Röhren dieser Art in einer Tiefe von bis zu 4 cm im Boden; in derselben Tiefenzone ist *Cardium* vorhanden (vgl. Abb. 20), welche Art nur in Zahlen von ca. 200—500 Stück per m^2 vorzukommen braucht, um die vorherrschende Rolle zu spielen. Die beiden Arten gehören verschiedenen Ernährungstypen an, weshalb zwischen ihnen hauptsächlich nur von einer Platzkonkurrenz die Rede sein kann. Die Cardien liegen nicht ganz still im Boden, sondern suchen recht oft durch kleine Bewegungen mit dem muskulösen Fusse, die möglichst günstige Lage im Boden einzunehmen; unter solchen Verhältnissen ist es begreiflich, dass die etwa an derselben Örtlichkeit vorkommenden, wenig widerstandsfähigen Corophiumröhren leicht beschädigt werden können. Da *Corophium* eine Form ist, die längere Zeit hindurch dieselbe Röhre bewohnt, lässt sich deshalb sehr wohl denken, dass solche Verhältnisse eine so ernstliche Verringerung ihrer Lebensbedingungen bedeuten, dass sie bald den kürzeren ziehen muss.

Selbst wenn diese Deutung nicht alle etwa vorkommenden Fälle erklären kann, ist es ohne Zweifel wichtig, nach dieser Linie weiterzuarbeiten. Es kann ferner in dieser Verbindung hervorgehoben werden, dass der Verfasser niemals weder in der Natur noch in der vorliegenden Literatur Beispiele davon gesehen hat, dass sowohl *Cardium* als *Corophium* an derselben den beiden Arten übrigens günstigen Örtlichkeit zahlreich vorkommen. Das Verhältnis wird man sowohl auf der Buhnen-Linie wie auf der Fernsprechhaus-Linie beobachten können (vgl. Abb. 49—56 und 65—73); auf der Fernsprechhaus-Linie besonders im Jahre 1933. Dass nicht besondere physikalisch-chemische Faktoren *Corophium* an den oberen Teil des Wattes binden, ist daraus zu ersehen, dass die Art an einigen Lokalitäten, wo *Cardium* fehlt oder nur in geringer Anzahl vorhanden ist, von der Hochwasser- bis zur Niedrigwasserlinie angetroffen wird; in der Zuidersee kam sie sogar bis an die tiefsten Teile hinaus vor, wo *Cardium* gleichzeitig in sehr geringer Zahl vorhanden war oder fehlte (Redeke u. a., 1922, S. 336 und 374). Diese Beobachtungen scheinen alles in allem darauf hinzudeuten, dass es sich wesentlich um eine biologische Konkurrenz handelt, indem man widrigenfalls annehmen müsste, dass die Verbreitung von *Cardium* überall an einen kräftig wirkenden Faktor geknüpft wäre, der auf *Corophium* eine deprimierende Wirkung hätte, oder umgekehrt; etwas Derartiges hat sich doch nicht nachweisen lassen. Unter anderen Bedingungen als den vom Verfasser beobachteten ist es möglich, dass zwischen *Corophium* und anderen Arten ähnliche Konkurrenzverhältnisse vorkommen können, auf den Skallingwatten sind solche aber noch nicht nachgewiesen worden.

Ob die äussere Grenze für das Auftreten von *Pygospio* und *Hydrobia* auch durch Konkurrenzverhältnisse bestimmt wird, steht noch im ungewissen; ihre Verbreitung ist doch nicht so ausgesprochen an die innere Zone des Wattes gebunden wie die von *Corophium*.

Fasst man die hier angeführten Mitteilungen über die Verbreitungsverhältnisse zusammen, lässt sich mit Bezug auf die Verbreitung der einzelnen Arten auf den Skallingwatten nachstehende Übersicht aufstellen:

Hydrobia ulvae.

Unabhängig von Bodenart; kommt auf dem ganzen Watt vor, jedoch mit Hauptgebiet in den obersten Gebieten, wo das Wasserbedeckungsprozent ca. 10 ist. Widerstandsfähig gegen das Austrocknen des Bodens (niedrigen Grundwasserstand), langwierige Trockenlagen und Temperaturen bis zu 30°. Ernährt sich augenscheinlich grossenteils von Bodendiatomeen und den feinen, in den obersten Zonen des Wattes häufigen Grünalgen.

Ihr Anpassungsvermögen an die geringe Zeit der Überflutung zeigt sich auch durch eine ziemlich grosse Fähigkeit zur Ausnützung der atmospärischen Luft bei der Atmung.

Eine sichere Erklärung darauf, dass *Hydrobia* besonders in den am längsten trockenliegenden Teilen des Wattes maximal vorkommt, lässt sich zur Zeit nicht geben.

Pygospio elegans.

Wesentlich an Sandboden geknüpft; maximales Auftreten in Gebieten mit etwa 10-prozentiger Wasserbedeckung; kommt doch in geringer Anzahl bis an die Ebbelinie vor; scheint vom Austrocknen des Bodens unabhängig, auch wenn dies längere Zeit hindurch andauert; die dichten Schleimröhren der Art spielen wahrscheinlich hier eine Rolle, indem sie die erforderliche Feuchtigkeit zurückhalten.

Die Art verträgt Temperaturen bis zu 30°, ohne beeinträchtigt zu werden, und vermag auch während der Trockenlage, Nahrung (Diatomeen, Grünalgen u. a. m.) aufzunehmen. Ihr Maximum liegt von Jahr zu Jahr an derselben Stelle; eine Auseinandersetzung dieser Verteilung lässt sich aber von den bisher vorliegenden Aufschlüssen aus nicht bringen.

Corophium volutator

ist ein dritter Vertreter des inneren Faunagürtels. Die Art ist in ziemlich beträchtlichem Masse von der Bodenart unabhängig und gedeiht ausgezeichnet in Gebieten mit einer bis auf 10 % herabgehenden Wasserbedeckung. Ihre Beziehung zum Grundwasserstand erinnert an die der beiden vorstehenden Arten, wegen des Umstandes aber, dass die Röhren nicht so dicht wie die von *Pygospio* oder wie die Gehäuse von *Hydrobia* sind, findet sich die Art offenbar erst in Gebieten mit ein wenig grösserer Bodenfeuchtigkeit als der von diesen Formen beanspruchten. Bei den höchsten, in den obersten Zonen des Wattes vorkommenden Temperaturen zeigt die Art keine besondere Abschwächung der Vitalität. Die Nahrungsaufnahme erfolgt im grossen ganzen unabhängig von der Zeit der Wasserbedeckung und hört nur auf, wenn die Oberfläche durch Austrocknen geradezu ganz fest wird.

Das eigenartige auf der Buhnen-Linie (ca. 100 m v. 0′) auftretende Maximum der Art ist wahrscheinlich darauf zurückzuführen, dass die Art zwischen 50 und 150 m v. 0′ ein günstiges Gebiet findet, das zwischen Flächen liegt, welche nach innen eine zu geringe Bodenfeuchtigkeit haben und nach aussen von einem Cardiumbestand besiedelt sind, der in der Platzkonkurrenz *Corophium* verdrängt.

Arenicola marina

tritt in grösster Anzahl da auf, wo die Bodenart Sand ist; Einmischung von Schlick setzt die Anzahl herab. Die Art ist von der Wasserbedeckungszeit ziemlich unabhängig (wurde an Stellen mit 10—100 % Wasserbedeckung gefunden), findet aber dafür im Grundwasserstand einen begrenzenden Faktor; wenn dieser während der Trockenlage normalerweise ca. 25 cm unter die Oberfläche sinkt, sodass die Oberflächenschichten austrocknen, wird der Wurm kraft seiner besonderen Ernährungsweise nicht mehr oder nur ausnahmsweise leben können. Der Wurm zeigt keine Anpassung an Temperaturen von etwa 20°—30°, wird aber in seinen tiefen Röhren auch keinen solchen ausgesetzt sein. Die Nahrungsmenge, die der Wurm von den Oberflächenschichten der Umgebung beansprucht, ist gewiss die geringste, mit der irgendwelche der Wattenformen auskommen kann; die Nahrungsaufnahme erfolgt, solange nur die Bodenschichten völlig durchfeuchtet sind.

Die Verbreitung von *Arenicola* auf der Buhnen-Linie erstreckt sich von ca. 30 m v. 0′ und weiter hinaus mit einem deutlichen Maximum ca. 150—250 m v. 0′. Dies Maximum lässt sich dadurch erklären, dass der Wurm hier nahrungshaltigen Sandboden mit passendem, konstantem Grundwasserstand findet, während er nach innen wegen des Austrocknens der Oberflächenschichten (und niedrigeren Grundwasserstands) während der Trockenlage an Zahl abnimmt und nach aussen hin durch Beimischung von Schlick im Boden zahlenmässig zurückgeht. Auf der Fernsprechhaus-Linie ist der Grundwasserstand (unabhängig von einer verhältnismässig kürzeren Wasserbedeckungszeit) in der ganzen Länge der Linie von gleicher Höhe, und der Boden besteht überall aus schlickfreiem, wenn auch ziemlich nahrungsarmem Sande. Unter diesen Bedingungen gedeiht *Arenicola* in grosser Anzahl in der ganzen Ausdehnung der Linie.

Cardium edule

ist augenscheinlich unabhängig von der Bodenart, aber als »Suspensionfeeder« in hohem Masse abhängig von der Zeit der Wasserbedeckung; in grösseren Zahlen (über ca. 500 per m²) kommt die Art nur da vor, wo das Wasserbedeckungsprozent 20 übersteigt, in geringer Anzahl findet sie sich aber in Gebieten mit 10—18-prozentiger Wasserbedeckung, besonders wo Tümpel während der Trockenlage vorhanden sind. Überall ist die Art doch imstande, bei der Respiration die atmosphärische Luft auszunützen (die Sauerstoffaufnahme in der Luft ist ca. 50 % von der im Wasser bei gleicher Temperatur). Der begrenzende Faktor für die Verbreitung von Cardium nach innen liegt an mehreren Stellen etwa darin, dass die Art im obersten Wattgebiet, wo das Wasserbedeckungsprozent ca. 10, und der Grundwasserstand sehr niedrig ist, im Sommer so hohen Temperaturen ausgesetzt wird, dass sie sich bei der vorhandenen Wasserbedeckungszeit keine dem stark gesteigerten Stoffwechsel entsprechende Nahrungsmenge verschaffen kann.

Ihre Verteilung auf das Watt zeigt die Höchstzahl etwas vor der Ebbelinie, während das Höchstgewicht sich oft auf die äussersten Wattgebiete verschiebt; dabei sind die Individuen wegen verschiedener Dauer der Wasserbedeckung und daraus folgender verschiedener Nahrungszufuhr in den äusseren Wattgebieten grösser als in den inneren.

Macoma baltica

ist von der Bodenart unabhängig; die eigentliche Zeit der Wasserbedeckung scheint keine massgebende Rolle zu spielen (die Art findet sich in Gebieten mit einer Wasserbedeckung von 10 % und aufwärts).Die Art scheint vorzukommen, wenn nur Tümpel während des grössten Teils der Trockenlage an der Oberfläche vorhanden sind (hoher Grundwasserstand). Die Nahrungsmenge wird sich anscheinend nicht direkt begrenzend auswirken, dort aber wo die Oberfläche nicht reich an Nahrungsstoffen ist, wird die Individuenzahl verhältnismässig gering (vgl. die Fernsprechhaus-Linie); dass die Anzahl in den Schlickgebieten der Buhnen-Linie am grössten ist, hängt vielleicht mit einer verhältnismässig reichlichen Nahrungsablagerung an dieser Stelle zusammen (vgl. S. 32). Die Art hat übrigens eine ziemlich gleichmässige Verteilung innerhalb der Gebiete, in denen der Grundwasserstand genügend hoch ist.

Scrobicularia plana

ist in der Verbreitung auf schlickhaltigen Boden beschränkt. Über die Wasserbedeckungszeit lässt sich von Skalling nichts Besonderes sagen; nach Beobachtungen des Verfassers an anderen Örtlichkeiten (Wilhelmshaven in Deutschland, Scolt Head Island in England etc.) wird es doch hervorgehen, dass die Art überall, wo schlickiger Boden und hoher Grundwasserstand vorhanden sind, bis zur Hochwasserlinie gehen kann. Möglicherweise fordert die Art doch eine reichlichere Nahrungszufuhr als z. B. *Macoma*.

Mya arenaria

ist allem Anschein nach von der Bodenart unabhängig; die Begrenzung der Art nach innen wird möglicherweise durch die Wasserbedeckungszeit bestimmt (das Minimum auf Skalling 20—30 %). Jedenfalls ist ihre Fähigkeit, während der Trockenlage die atmosphärische Luft bei der Respiration auszunützen, weit geringer, als was bei *Cardium* der Fall ist (siehe S. 63).

Mytilus edulis.

Für diese Art spielen die verschiedenen Bodenarten auf Skalling anscheinend keine Rolle. Die Zeit der Wasserbedeckung macht in dem von der Art besiedelten Gebiet ca. 30—60 % aus; als Epifaunaform sind die Grundwasserverhältnisse für die Art ohne Belang. In ihrem Verbreitungsgebiet wird *Mytilus* kaum so hohen Temperaturen ausgesetzt, dass diese einen begrenzenden Einfluss haben können. Es ist wahrscheinlich, dass die Verbreitung durch eine gewisse Dauer der Wasserbedeckung mit reichlicher Nahrungszufuhr bestimmt wird.

Littorina littorea

kommt in demselben Gebiet wie *Mytilus* unabhängig von der Bodenart vor. Wasserbedeckungszeit 30—60 %. Der Grundwasserstand kann insoweit eine Rolle spielen, als die Art unter sonst günstigen Bedingungen auf zu wenig feuchter Unterlage nicht umherkriecht; auf Skalling

wird dies doch ebenso wenig wie die Einwirkung höherer Temperaturen besondere Bedeutung haben können. Die Begrenzung dieser verhältnismässig umherstreifenden Art auf die äusseren Wattgebiete harrt noch ihrer Aufklärung; es ist möglich, dass eine nähere Analyse ihrer Beziehung zur Wasserbedeckungszeit eine Lösung bringen kann, jedenfalls wurde festgestellt, dass ihre Fähigkeit zur Sauerstoffaufnahme in atmosphärischer Luft nur ca. ein Viertel von der im Wasser betragen kann.

Nereis diversicolor

ist eine Art, deren Verbreitungsverhältnisse dermassen schwankt, dass eine Analyse der Beziehungen zu den äusseren Faktoren hier fast unmöglich ist; soviel lässt sich doch sagen, dass sie sich augenscheinlich auch den schwierigsten Bedingungen anzupassen vermag.

Nephthys hombergi

ist ebenfalls mit Bezug auf mehrere ökologische Verhältnisse nur mangelhaft erforscht, und in Anbetracht des spärlichen Vorkommens der Art soll eine genauere Analyse hier nicht versucht werden; allem Anschein nach ist doch die Wasserbedeckungszeit ein begrenzender Faktor; auf den Skallingwatten wird die Art nur an Stellen mit 30 % Wasserbedeckung und darüber gefunden.

Heteromastus filiformis

lässt sich auch nicht näher analysieren, da das Auftreten der Art zu vereinzelt ist, um als Grundlage einer entscheidenden Beurteilung dienen zu können.

Durch quantitative Bestimmungen von der Verteilung der Fauna auf den Meeresboden hat man, wie früher erwähnt, mit Rücksicht auf Gruppierungen der Fauna in Tiergemeinschaften od. ähnl., welche einer gewissen Gesetzmässigkeit Ausdruck geben, auf faunistischer Grundlage ziemlich gute Ergebnisse erlangt (vgl. Spärck, 1935).

Eine eigentliche ökologische Erklärung dieser Gesetzmässigkeit liegt aber heute nicht vor und lässt sich erst erreichen, wenn man die Biologie der einzelnen Arten — wie Dr. C. G. J. Petersen es ausdrückt (1913, S. 31) — »von der Wiege bis zum Grabe« verfolgt. Eine Reihe Forscher haben auch verschiedene Seiten der Frage einer mehr oder weniger speziellen Bearbeitung unterzogen, sollen aber die Beziehungen zwischen der Fauna und den äusseren Faktoren klargelegt werden, muss man durch Untersuchungen nach einem einheitlichen Plane die experimentelle Seite der Sache in weit höherem Masse als bisher berücksichtigen.

Die vorliegende Arbeit hat innerhalb eines engeren Gebietes versucht, in dieser Richtung einen Beitrag zu leisten, und es wird daraus hervorgehen, dass wenn auch nur eine geringe Anzahl der untersuchten Faktoren die Verbreitung der Tiere zu begrenzen oder in wesentlichem Masse zu modifizieren scheint, so ist es andererseits klar, dass man durch Betrachtung eines einzelnen, auserwählten Faktors oder einer einzelnen Seite der Biologie keine erschöpfende

Erklärung der Verteilungsverhältnisse über grössere Gebiete geben kann. Es ist deshalb nicht sonderbar, dass Versuche, die Sache in dieser Richtung zu vereinfachen, in erster Linie zu widersprechenden und unklaren Ergebnissen führen werden.

Je nachdem Untersuchungen nach den angedeuteten Linien in vergrössertem Umfange an verschiedenen Örtlichkeiten aufgenommen werden, steht es zu erwarten, dass durch Vergleiche zwischen den mehr oder weniger komplizierten Einzelheiten der verschiedenen Materialien einfachere gemeinsame Züge sich herausfinden lassen, nach denen man auf exaktere Grundlage, als es bisher möglich war, weiterbauen kann.

Im Augenblicke, da solche Untersuchungen nur noch sehr spärlich und von sehr heterogener Natur sind, wird es richtiger sein, die Frage offen zu lassen, statt Verallgemeinerungen auf einer unzulänglichen Grundlage vorzunehmen.

UMSATZVERHÄLTNISSE AUF DEN WATTEN.

Durch die vorliegenden Untersuchungen auf der Buhnen-Linie und der Fernsprechhaus-Linie wurden ein paar Wattentypen behandelt, die jedenfalls im nordeuropäischen Wattgebiet überaus verbreitet sind. Sie vertreten, wie erwähnt, ein Teilgebiet der weit verbreiteten und in wirtschaftlicher Beziehung wichtigen *Macoma*-Gemeinschaft, und eine Schätzung ihrer Umsatzverhältnisse wird deshalb auch über das eigentliche Wattenmeer hinaus Interesse haben.

Betrachtet man die Wattenfauna ohne Rücksicht auf Arten als eine Gesamtheit, wird es nach dem vorstehend Angeführten ziemlich augenfällig sein, dass da wo die äusseren Faktoren den marinen Organismen die durchgehends ungünstigsten Verhältnisse bieten, sind viele, besonders kleine Individuen vorhanden, während die besseren Gebiete hauptsächlich von wenigen, aber ziemlich grossen Individuen besiedelt sind. Ähnliche Zustände hat u. a. Borne-busch (1930) mit Bezug auf den Waldboden festgestellt, aber eine wirkliche Auseinandersetzung der diesen Verhältnissen zugrundeliegenden Ursachen lässt sich auf Grund unsres heutigen Wissens wohl nicht geben; grundsätzlich ist die Frage indessen von ausserordentlichem Interesse.

Ein typisches Beispiel wurde im Sommer 1932 auf der Buhnen-Linie gefunden, auf der die Individuen ca. 10 m v. 0′ nur 0,0046 g per St. wogen, dafür aber in einer Anzahl von 48820 per m^2 vorhanden waren; 500 m v. 0′ waren die entsprechenden Ziffern 2,48 g und 3083 Individuen. Das gesamte Rohgewicht auf jeder der beiden Stationen betrug 226 bzw. 7652 g per m^2.

Würde man einer Schätzung der Umsatzverhältnisse an den beiden Stellen die Individuenzahl zugrundelegen, würde das Verhältnis zwischen der inneren und der äusseren Station sich als ca. 16:1 herausstellen. Eine derartige Schätzung wird man doch wohl nie unternehmen, wogegen man sich oft des Verhältnisses zwischen den Gewichten dabei bedient, und die entsprechenden Ziffern werden dann ca. 1:30 sein. Auch nicht diese Schätzung kommt aber dem wirklichen Verhältnis ganz nahe, da die Organismen ja bekanntlich einen grösseren Umsatz haben, je kleiner sie sind. Dank dem in einem vorstehenden Kapitel (siehe S. 66) errechneten Sauerstoffverbrauch der wichtigsten makroskopischen Arten des Wattes ist es aber möglich, dem Vergleich noch eine Schätzung zugrundezulegen. Durch die Sauerstoffaufnahme der Tiere wird man nämlich einen ziemlich genauen Ausdruck des Energieumsatzes der Tiere haben, und unternimmt man die Berechnung von dem gesamten Sauerstoffbedarf per m^2 per Stunde, wird ein Vergleich zwischen den Stationen 10 und 500 m v. 0′ das Verhältnis ca. 1:7 ergeben (12,4 mg gegen 85,5 mg Sauerstoff per m^2 per Stunde bei 10°). Ähnliche Analysen vom Sommer 1933 zeigen grundsätzlich ganz entsprechende Verhältnisse, wenn auch mit mässigeren Schwankungen (vgl. Abb. 96 und 97).

Könnte man deshalb bei Arbeiten über die Umsatzverhältnisse im Meere im ganzen genommen dazu übergehen, die Vergleiche zwischen verschiedenen Örtlichkeiten nicht nach Rohgewicht, sondern nach Sauerstoffverbrauch vorzunehmen, würde gewiss ein weit richtigeres

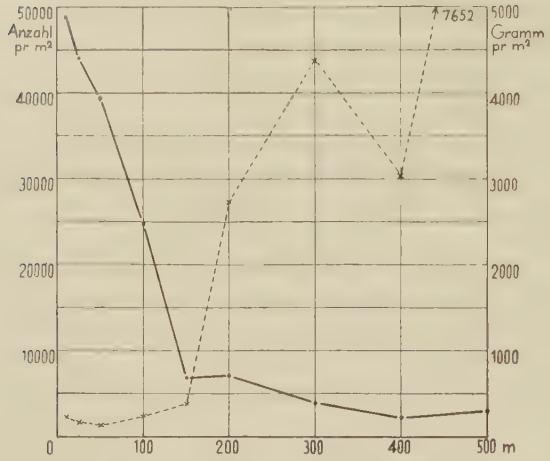


Abb. 95. Gesamte Stückzahlen (gezogene Linie) und Rohgewichte (gestrichelte Linie) auf den Stationen der Buhnen-Linie im Juli 1932.

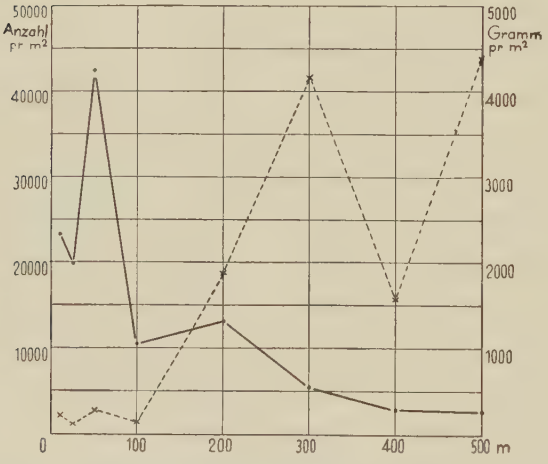


Abb. 96. Gesamte Stückzahlen (gezogene Linie) und Rohgewichte (gestrichelte Linie) auf den Stationen der Buhnen-Linie im Juli 1933.

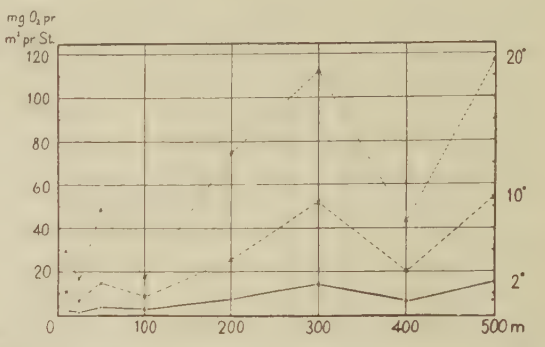


Abb. 97. Kurven über den Sauerstoffverbrauch in mg per Stunde per m² bei 2°, 10° und 20° auf den Stationen der Buhnen-Linie nach Berechnungen auf Grund der gesamten Rohgewichte und Stückzahlen im Juli 1933.

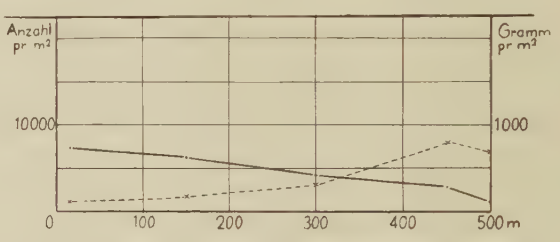


Abb. 98. Gesamte Stückzahlen (gezogene Linie) und Rohgewichte (gestrichelte Linie) auf den Stationen der Fernsprechhaus-Linie im Juli 1933.

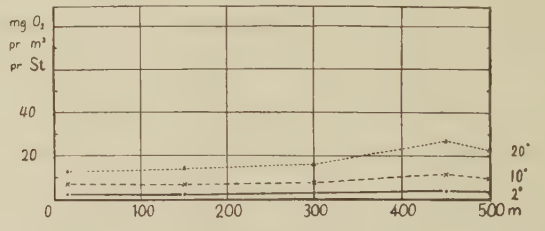


Abb. 99. Kurven über den Sauerstoffverbrauch in mg per Stunde per m² bei 2°, 10° und 20° auf den Stationen der Fernsprechhaus-Linie nach Berechnungen auf Grund der gesamten Stückzahlen und Rohgewichte im Juli 1933.

Bild hervortreten als bei den gegenwärtigen Methoden. Um das Prinzip weiterführen zu können, muss man doch auch die Nahrung der Tiere sowie deren Brennwert und Ausnützung kennen, erst dann wird es möglich, ein vollständiges Bild des Energieumsatzes der Bodenfauna zu geben.

Wenn in dem Sauerstoffbedarf zwischen den Zonen des Wattes auch Abweichungen vorhanden sein können (vgl. Abb. 97 und 99), werden die absoluten Ziffern für die Sauerstoffaufnahme der Fauna per m² per Stunde im ganzen von einem überaus starken und konzentrierten Energieumsatz zeugen. Während der Reichtum der Wattenfauna durch die ermittelten

Zahlen und Rohgewichte einen Ausdruck findet, der sich mit einer ganzen Reihe anderer, speziell mariner Faunagebiete leicht vergleichen lässt, wird es mit Bezug auf den Sauerstoffverbrauch mangels Untersuchungen noch nicht möglich sein, mit anderen marinen Örtlichkeiten unmittelbare Vergleiche anzustellen.

Es wäre doch vielleicht von allgemein biologischem Interesse, den Sauerstoffbedarf der Makrofauna per m^2 per Stunde auf den Watten mit den entsprechenden Ziffern für eins der reichsten Bodenfaunagebiete auf dem festen Lande zusammenzuhalten. Der Waldboden ist gewiss als ein solches Gebiet zu betrachten, und durch Untersuchungen von Bornebusch (1930) liegen ähnlich ausgeführte Berechnungen von der Sauerstoffaufnahme per Flächeneinheit des Bodens vor. An den besten Örtlichkeiten (Humusboden im Buchenwald) ist die Sauerstoffaufnahme von ca. 71 g Tiere 14,0 mg per m^2 per Stunde bei 10°, an den schlechtesten (Polythricumboden im Buchenwald) ca. 2,7 mg bei 10° (5,24 g Tiere). Vergleicht man diese Ziffern mit den Kurven über den Sauerstoffverbrauch bei derselben Temperatur auf der Buhnen-Linie und der Fernsprechhaus-Linie im Sommer 1933 (Abb. 97 und 99, die Muschelbänke nicht mitgenommen[1]), wird man daraus ersehen, dass der Sauerstoffbedarf auf den Watten maximal ca. 3—4 mal so gross wie im guten Buchenwaldboden ist (53,9 mg per m^2 per Stunde; 4372 g Tiere; die Buhnen-Linie 500 m v. 0′); ebenso übersteigt der geringste Sauerstoffbedarf auf dem Watt (6,4 mg per m^2 per Stunde; 117 g Tiere; die Buhnen-Linie 25 m v. 0′) immer noch den des ärmsten Waldbodens erheblich, wenn er auch unter dem Umsatz des Humusbodens liegt.

Während der eigentliche Energieumsatz demnach auch auf einem scheinbar armen Watt wie der Fernsprechhaus-Linie als sehr beträchtlich bezeichnet werden muss, tritt es hervor, dass die hohen Werte des Sauerstoffverbrauchs auf dem Watt nur kraft sehr grosser Tiermengen erreicht werden, wogegen die Werte des Waldbodens zum Teil wegen der relativ grösseren Anzahl Kleinformen geringeren Gewichtsmengen lebenden, organischen Stoffes zu verdanken sind.

[1]) Die Muschelbänke allein haben einen Sauerstoffverbrauch von 140—450 mg per m^2 per Stunde bei 10°.

ZUSAMMENFASSUNG.

Vom Skalling-Laboratorium hat der Verfasser seit dem Jahre 1931 Untersuchungen über die Ökologie der Wattenfauna vorgenommen. Die vorliegende Arbeit sollte dazu dienen, in Verbindung mit Studien über die Biologie der Tiere und mit besonderer Rücksichtnahme auf die Beziehungen zu verschiedenen äusseren Faktoren die qualitative und quantitative Verteilung der Arten auf Querschnitte der Watten zu beleuchten. Es wurde soweit wie möglich versucht, diese Fragen auf experimenteller Grundlage durchzuführen.

Die Studien wurden teils an einigen typischen Örtlichkeiten an der Ostküste der Halbinsel Skalling südöstlich von Blaavands Huk, teils in anderen Teilen des nordeuropäischen Wattenmeeres unternommen. Eine Reihe physiologischer Versuche ist im Zoophysiologischen Laboratorium, Kopenhagen, vorgenommen worden.

Physikalisch-chemische Faktoren.

Bei früheren Untersuchungen über die Ökologie mariner Faunagebiete hat der Mangel an eingehenden Aufschlüssen über die physikalisch-chemischen Faktoren und deren Einfluss auf das Tierleben sich in hohem Masse geltend gemacht. Auf Skalling wurden deshalb ca. 10 verschiedene Faktoren analysiert, deren Bedeutung für die Fauna darzulegen, durch Vergleiche zwischen den untersuchten Probelinien angestrebt wurde. Von wesentlicher Bedeutung für die Fauna zeigten sich folgende der untersuchten Faktoren zu sein: Wasserbedeckungszeit, Grundwasserstand im Wattenboden während der Trockenlage, Bodenart, Temperaturverhältnisse und Nahrungszufuhr. Strom und Wellenschlag wurden nicht analysiert.

Allgemeine biologische Verhältnisse.

Die untersuchte Wattenfauna ist äusserst arm an makroskopischen Arten; es wurden hier 15—25 Formen untersucht, von denen die meisten zu den typischsten innerhalb der *Macoma*-Gemeinschaft gehören.

Von der allgemeinen Biologie der Arten werden gewisse Abschnitte angeführt, die für die hier behandelten Fragen von besonderem Interesse sein können. Die Brutbiologie wird so im Hinblick auf Verteilungs- und Ansiedlungsverhältnisse während der Jugendstadien behandelt; wenn der grösste Teil der Wattenfauna auch pelagische Entwickelungsstufen aufweist, sind doch gewisse Formen hervorzuheben, welche das Bestehen der Art in einem gegebenen Gebiet auf eine ökonomischere Weise sichern. Bei künftigen Untersuchungen der vorliegenden Probleme wird es von grossem Werte sein, besonders auf Studien von den ökologischen Verhältnissen der Brut und der ersten Bodenstadien Gewicht zu legen.

Ferner wird die Siedlungsweise der Arten erwähnt, und die Aufmerksamkeit wird dann darauf hingelenkt, dass das Bewegungsvermögen und die Wanderungen der er-

wachsenen Tiere nur ausnahmsweise für ihre Verbreitung über das Watt von Bedeutung sind. — In bezug auf Ernährungstypen lässt sich die Wattenfauna nach den für die normale Nahrungsaufnahme erforderlichen, in und über dem Watt vorhandenen Wassermengen gruppieren. Eine derartige Einteilung scheint zum Verständnis gewisser Verbreitungsverhältnisse u. a. m. einen wertvollen Beitrag leisten zu können, weitere Studien über die eigentliche Ernährungsfrage sind aber dringend notwendig und werden von weittragender ökologischer Bedeutung sein.

Physiologie.

Untersuchungen über die Physiologie mariner Formen liegen nur in geringer Anzahl vor; es gilt dies auch mit Rücksicht auf die Respirationsverhältnisse in der Gezeitenzone. In der vorliegende Arbeit wurden deshalb in Anbetracht der fundamentalen Bedeutung der Frage orientierende physiologische Versuche über die Sauerstoffaufnahme mehrerer Arten unter den verschiedenen auf dem Watt vorkommenden Bedingungen durchgeführt, und zwar in sauerstoffarmem Wasser (dem Wattengrundwasser entsprechend), in atmosphärischer Luft und in frischem Meerwasser. Die Versuchsergebnisse zeigen Anpassungsverhältnisse, denen für die Verbreitung der Tiere auf dem Watt eine wesentliche Bedeutung beigelegt werden muss.

Quantitative Untersuchungen über die Verteilungsverhältnisse der Fauna u. a. m.

Quantitative Untersuchungen auf den Watten sind bisher nur in bezug auf die Individuenzahl durchgeführt worden; die gegenwärtige Untersuchung umfasst zugleich Bestimmungen der Rohgewichte (u. a. rücksichtlich weiterer Studien über Produktions- und Umsatzverhältnisse u. a. m.). Aus solchen Bonitierungen wird es hervorgehen, dass die Watten im Vergleich zu den meisten anderen Meeresgebieten einen Reichtum darbieten, der in Verbindung mit einer entsprechend grossen Produktion ausserordentlich bemerkenswert ist, ein Umstand, der das Gebiet als Untersuchungsobjekt besonders wertvoll macht.

Die beobachteten Schwankungen in der Verbreitung und den Mengenverhältnissen der einzelnen Arten sind als erstaunlich klein zu bezeichnen, besonders in Anbetracht der ziemlich unbeständigen Verhältnisse in der Gezeitenzone. Wesentliche und schnell verlaufende Änderungen in der Zusammensetzung der untersuchten Wattenfauna werden nach den vorliegenden Aufschlüssen nur eintreffen, sofern ernstliche Katastrophen (strenge Eiswinter od. ähnl.) eingreifen.

In faunistischer Beziehung zerfällt die Verbreitung der Tierarten der Skallingwatten in zwei Zonen (u. a. den von Wesenberg-Lund, 1904, und Mortensen, 1922, angegebenen entsprechend): eine obere *Hydrobia-Pygospio-Corophium*-Zone und eine am häufigsten untere *Arenicola-Cardium-Macoma*-Zone.

In ökologischer Beziehung wird die erstere in der vorliegenden Arbeit als ein Gürtel beibehalten, dessen Arten in bezug auf Ernährungsweise, Respirationsverhältnisse und Siedlungsweise den höchstliegenden Wattgebieten angepasst sind, wo der Boden während der Trockenlage austrocknet, während die andere Zone zwei verschiedene Elemente enthält, die beide grössere Feuchtigkeit beanspruchen; es sind dies teils »Depositfeeders« (Hunt, 1925) (*Arenicola*, *Macoma* u. a.), die unter Anwesenheit einer gewissen Feuchtigkeit die auf dem Boden befindliche Nahrung aufnehmen und sozusagen unabhängig von der Wasserbedeckungszeit überall leben können, wo nur der Grundwasserstand während der Trockenlage hinlänglich hoch steht (sodass zum Teil Tümpel längere Zeit hindurch auf der Wattoberfläche stehen), und teils »Suspensionfeeders« (Hunt, 1925) (*Cardium*, *Mya*, *Mytilus* u. a.), welche

Nahrungspartikeln aus dem freien Meerwasser aufnehmen und deshalb dem Anspruch auf eine gewisse Wasserbedeckungszeit gemäss, vorzugsweise in den niedrigerliegenden, länger wasserbedeckten Wattgebieten zu finden sind. Die beiden letzteren Gruppen können naturgemäss an gewissen Örtlichkeiten wohl getrennt sein, während sie an anderen mehr oder weniger ineinander übergreifen.

Die Vertretung der einzelnen Altersgruppen von *Cardium* und *Macoma* sowie ihre Wachstumsverhältnisse in verschiedenen Höhenlagen wurden bearbeitet, um die verschiedenen Reaktionen dieser beiden wichtigen Typen auf sowohl normale wie aussergewöhnliche Schwankungen der Lebensbedingungen zu zeigen.

Erörterung der Beziehungen zwischen Fauna und äusseren Faktoren.

Unter Zusammenhaltung der Ergebnisse aus den oben angeführten Untersuchungen wird eine nähere Erörterung der für die Verteilung der Fauna entscheidenden Bedingungen versucht. Daraus geht hervor, dass man für die gesamte Fauna, so wie es im tieferen Wasser versucht worden ist, durch einen einzelnen äusseren Faktor oder durch einzelne Seiten der Biologie der Tiere, keine alles umfassende Erklärung der Verbreitungsverhältnisse geben kann. Nur durch eingehende, auf experimenteller Grundlage vorgenommene Analysen von der Ökologie der einzelnen Arten in allen Altersstufen wird es möglich sein, ein Bild derjenigen Verhältnisse zusammenzustellen, welche die Gesetzmässigkeit in der Verbreitung der Tiere bedingen. Auch für das Verständnis der im tieferen Wasser vorkommenden Tiergemeinschaften u. a. m. werden Untersuchungen entsprechenden Charakters von wesentlichem Belang sein.

Umsatzverhältnisse u. a. m.

Zur weiteren Beleuchtung der verschiedenen Wattenzonen wird im letzten Kapitel über den gesamten Sauerstoffverbrauch innerhalb Querschnitte des Wattes, als einen Ausdruck des entsprechenden Energieumsatzes und der Nahrungsansprüche, eine Übersicht aufgestellt. Auf dieser Grundlage wird nachgewiesen, dass quantitative Bestimmungen von sowohl Individuenzahlen wie Rohgewichten ganz unzuverlässige Auskünfte über diese Frage geben. In Verbindung mit einer näheren Analyse der Ernährung der Tiere werden Bestimmungen von dem Sauerstoffverbrauch der Tiere im Hinblick auf Vergleiche zwischen dem Energieumsatz und den Nahrungsansprüchen der Bodenfauna in verschiedenen Meeresgebieten dagegen von wesentlicher Bedeutung sein können.

Der gesamte Energieumsatz des Wattes muss im Vergleich zu reichen Örtlichkeiten auf dem festen Lande (Waldboden, Bornebusch, 1930) als sehr beträchtlich bezeichnet werden.

Künftige Untersuchungen.

In Fortsetzung der hier unternommenen Untersuchungen, welche einige Hauptpunkte in der Ökologie der Ho-Bucht berühren, wird es im Anschluss an die oben erwähnten Probleme natürlich sein, teils durch Studien von Plankton und anderen Nahrungsstoffen, und teils durch Untersuchungen von den die Bodenfauna fressenden Fischen u. ä., künftige Untersuchungen über die Ökologie der Ho-Bucht in den Hauptzügen die Linie: Plankton-Bodenfauna-Fischbestand verfolgen zu lassen, eine Linie, die nicht am wenigsten durch den in der Bucht vorhandenen grossen Bestand von jungen Nordsee-Schollen eine besondere Tragweite erhält.

LITERATURVERZEICHNIS.

1899. Allen, E. J.: On the Fauna and Bottom Deposits near the Thirty-Fathom Line from Eddystone Grounds to Star Point. Journ. Mar. Biol. Ass. N. S. v. 5.

1926. Alsterberg, G.: Die Winklersche Bestimmungsmethode für in Wasser gelösten elementaren Sauerstoff sowie ihre Anwendung bei Anwesenheit oxydierbarer Substanzen. Biochem. Zeitschr. v. 170, pag. 30.

1904. Ashworth, J. H.: *Arenicola*. Liverp. Mar. Biol. Committee Memoirs.

1895. Aurivillius, C.: Littoralfaunans förhållanden vid tiden för havets isläggning. Övers. K. V. A:s Förhandl. v. 52.

1924. Barcroft, J. & H.: The Blood Pigment of *Arenicola*. Proc. Roy. Soc., B. v. 96.

1932. Battle, H. I.: Rhytmic sexual maturity and spawning of certain bivalve molluscs. Contr. Cand. Biol. N. S. v. 7. No. 20.

1921. Berkeley, C.: Anaerobic Respiration in some pelycopod Molluscs. Journ. biol. Chem. v. 46.

1914. Blegvad, H.: Food and Conditions of Nourishment among the communities of invertebrate animals found on or in the sea bottom in Danish waters. Rep. Danish Biol. Stat., v. 22.

1921. — , H.: On the Biology of some Danish Gammarids and Mysids. Rep. Danish Biol. Stat., v. 28.

1923. — , H.: Preliminary Note on the Eggs and Larvae of *Arenicola marina* L. Vidensk. Medd. fra dansk Naturh. For. v. 76.

1929. — , H.: Mortality among Animals of the Littoral Region in Ice Winters. Rep. Danish Biol. Stat., v. 35.

1931. Blum, M.: Die Gezeiten-Erscheinungen der Jade. Veröff. des Instituts f. Meereskunde. N. F. A. Geogr. naturwiss. Reihe. Hft. 22.

1903. Bohn, G.: Observationes Biologiques sur les Arenicole. Bull. Mus. Hist. Nat. v. 2.

1931. Borden, M. A.: A study of the respiration and of the function of Haemoglobin in *Planorbis corneus* and *Arenicola marina*. Journ. Mar. Biol. Ass. N. S., v. 17.

1930. Bornebusch, C. H.: The Fauna of Forest Soil. Det forstl. Forsøgsvæsen i Danmark, v. 11.

1932. Brady, F.: Notes on the distribution of *Macoma baltica* (L) and *Scoloplos armiger* (O. F. Müller). Proc. Univ. Durham Philosoph. Soc. v. 9 (1931—1932).

1926. Bruce, J. R.: The respiratory exchange of the mussel (*Mytilus edulis*, L). The Biochem. Journ., v. 20.

1928. — , J. R.: Physical Factors on the Sandy Beach. Part I: Tidal, Climatic and Edaphic. Part II: Chemical Changes-Carbon Dioxide Concentration and Sulphides. Journ. Marine Biol. Ass. N. S. v. 15.

1912. Buddenbrock, W. v.: Über die Statocysten im Sande grabender Meerestiere. I. Biol. Zentralbl. v. 32.

1910. Caullery, M. & Pelseneer, P.: Sur la ponte et le develloppement du Vignot (*Littorina littorea*). Bull. sci. france et belgique, Ser. 7, v. 44.

1921. Collip, G. B.: A further Study of the respiratory Processes in *Mya arenaria* and other marine Mollusca. Journ. Biol. Chem. v. 49.

1933. Colman, J.: The Nature of the Intertidal Zonation of Plants and Animals. Journ. Mar. Biol. Ass. v. 18.

1887. Cunningham, J. J., & Ramage, G. A.: The Polychaeta sedentaria of the Firth of Forth. Trans. Roy. Soc. Edinb. v. 33.

1935. Dam, L. van: On the utilisation of oxygen by *Mya arenaria*. Journ. of Exper. Biol., v. XII, No. 1.

1934. Damas, D.: Le rôle des organismes dans la formation des vases marines. Ann. de la Soc. Géol. de Belgique, v. 58, Bull. No. 3—4.

1934. Day, J. H., & Wilson, D. P.: On the Relation of the Substratum to Metamorphosis of *Scolecolepis fuliginosa* (Claparède). Journ. Mar. Biol. Ass. N. S., v. 19.

1923 & 1925. Davis, F. M.: Quantitative Studies on the Fauna of the Sea Bottom. Fish. Investig. Ser. 2, v. 6 u. 8.
1916. Delsman, H. C.: Eifurchung und Keimblattbildung bei *Scoloplos armiger* O. F. Müller. Tijdsschr. d. Nederl. Dierk. Ver. 2. Ser. Deel 14. Afd. 2.
1932. Deutsche Seewarte: Gezeitentafeln für das Jahr 1933. v. 1, Europäische Orte.
1892. Ehlers: Zur Kenntniss von *Arenicola marina*. Nachrichten v. d. K. Ges. d. Wiss. Göttingen N. 12.
1922. Field, I. A.: Biology and Economic value of the Sea Mussel, *Mytilus edulis*. Bull. Bur. Fish. Washington. v. 38.
1933. Fischer, P. H., Duval, M., & Raffy, A.: Etudes sur les échanges respiratoires des Littorines. Arch. de Zool exp. exp. et gén. v. 74.
1933. Gabrielsen, E. K., & Iversen, J.: Die Vegetation der Halbinsel Skallingen. Mitt. aus dem Skalling-Laborat. Botan. Tidsskr. v. 42 Nr. 4.
1931. Galtsoff, P. S., & Whipple, D. V.: Oxygen consumption of normal and green Oysters. Bull. Bur. Fish. Washington, v. 46.
1899. Gamble, F. W., & Ashworth, J. H.: The Habits and Structure of *Arenicola marina*. Quart. Journ. Micr. Soc. v. 41.
1934. Gerard, R. W., & Hartline, H. K.: Respiration due to natural nerveimpulses. A method for measuring respiration. Journ. of Cellular and Comparativ Physiology v. 4 No. 2.
1931. Gessner, H.: Die Schlämmanalyse. Leipzig.
1927. Gowanloch, J. N.: Contributions to the study of marine gastropods. II. The intertidal life of *Buccinum undatum*, a study in non-adaption. Contr. Canad. Biol. N. S. v. 3.
1927. — , J. N. & Hayes, F. R.: Contributions to the study of marine gastropods. I. The physical factors, bihavour and intertidal life of *Littorina*. Contr. Canad. Biol. N. S. v. 3.
1857. Grove, E. R.: Naturen paa Slesvigs Vestkyst. Tidsskr. for populær Fremstilling af Naturvidenskaben, v. 4.
1927. Hagmeier, A., & Kändler, R.: Neue Untersuchungen im nordfriesischen Wattenmeer und auf den fiskalischen Austernbänken. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgol. N. F. v. 16. Nr. 6.
1934. Häntzschel, W.: Sternspuren, erzeugt von einer Muschel: *Scrobicularia plana* (Da Costa). Senckenbergiana v. 16.
1930. Hart, T. J.: Preliminary Notes on the Bionomics of the Amphipod, *Corophium volutator* Pallas. Journ. Marine Biol. Ass. N. S. v. 16.
1911. Haseman, J. D.: Rhytmical movements of *Littorina littorea* synchroneus with ocean tides. Biol. Bull. v. 21.
1929. Hayes, F. R.: Contribution to the Study of Marine Gastropods. III. Development, Growth and Behaviour of *Littorina*. Contr. Canad. Biol. N. S. v. 4.
1930. Hecht, F. & Matern, H.: Zur Ökologie von *Cardium edule* L. Senckenbergiana, v. 12.
1932. — , F.: Der chemische Einfluss organischer Zersetzungsstoffe auf das Benthos. (etc.) Senckenbergiana, v. 14.
1929. Henderson, J. T.: Lethal Temperatures of Lamellibranchiata. Contr. Canad. Biol. N. S. v. 4.
1894. Henking, H.: Beiträge zur Kenntniss von *Hydrobia ulvae* und deren Brutpflege. Bericht d. naturf. Ges. Freiburg i/Br. v. 8.
1910. Henze, M.: Ueber den Einfluss des Sauerstoffdrucks auf den Gaswechsel einiger Meerestiere. Biochem. Zeitschr. f. phys. Chem. Biol. v. 26.
1925. Hunt, O. D.: The food of the Bottom Fauna of the Plymouth Fishing Grounds. Journ. Marine Biol. Ass. N. S. v. 13.
1924. Huntsman, A. G., & Sparks, M. I.: Limiting factors for marine animals (3) Relative resistance to high temperatures. Contr. Canad. Biol. v. 2.
1931. Jacubowa, L., & Malm, E.: Die Beziehungen einiger Benthos-Formen des Schwarzen Meeres zum Medium. Biol. Zentralbl. v. 51.
1934. Jensen, Ad. S., & Spärck, R.: Bløddyr, Saltvandsmuslinger. Danmarks Fauna.
1919. Jensen, P. Boysen: Valuation of the Limfjord. I. Studies on the Fish-Food in the Limfjord 1909—1917, its Quantity, Variation and Annual Production. Rep. Danish Biol. Stat. v. 26.
1926. Johannsen, W.: Elemente der exakten Erblichkeitslehre. 3 Udg.
1918. Johansen, A. C., u. a.: Randers Fjords Naturhistorie.
1899. Johnstone, J.: *Cardium*. Liverpool Marine Biology Committee Memoirs, II.
1908. Krogh, A.: On Micro-Analyses of Gases. Skand. Arch. Physiol. v. 20.
1914a. — , A.: Ein Mikrorespirationsapparat und einige damit ausgeführte Versuche über die Temperatur-Stoffwechselkurve von Insektenpuppen. Biochem. Zeitschr. v. 62.
1914b. — , A.: The quantitative relation between temperature and standard metabolism in Animals. Internat. Zeitschr. f. physik.-chem. Biol. v. 1.
1916. — , A.: The respiratory exchange of Animals and Man. London.
1935. — , A.: Syringe Pipets. Industrial and Engineering Chemistry, v. 7.
1927. Kändler, R.: Muschellarven aus dem Helgoländer Plankton. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Helgol. v. 16 Hft. 2.

1928. Kändler, R.: Verbreitung und Wachstum der Austernbrut im Wattenmeer. Wiss. Meeresuntersuch. N. F. Abt. Helgoland. v. 17.

1935. Marshall, S. M., Nicholls, A. G., & Orr, A. P.: On the Biology of *Calanus finmarchicus*. Part VI. Oxygen Consumption in Relation to environmental Conditions. Journ. Mar. Biol. Ass. N. S., v. 20.

1900. Mortensen, Th.: Untersuchungen, veröffentlicht in S. H. A. Rambusch: Studier over Ringkøbing Fjord.

1922. — ,Th.: Biologiske Studier over Sandstrandsfaunaen, særlig ved de danske Kyster. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren., v. 74.

1933. Nielsen, N.: Den videnskabelige Undersøgelse af Halvøen Skallingen. Mitt. aus dem Skalling-Laborat. Mit deutsch. Zusammenfass. Geogr. Tidsskr., v. 36.

1935. — , N: Eine Methode zur Exakten Sedimentationsmessung. Mitt. aus dem Skalling-Laborat. Kgl. Danske Vid. Selskab. Biol. Medd. v. 12, 4.

1925. Nienburg, W.: Eine eigenartige Lebensgemeinschaft zwischen *Fucus* und *Mytilus*. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Jahrg. 1925, v. 43 Hft. 6.

1927. — , W.: Zur Oekologie der Flora des Wattenmeeres. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. v. 20.

1926. Orton, J. H.: Rate of Growth of *Cardium edule*. Journ. Marine Biol. Ass. N. S. V. 14.

1933a. — , J. H.: Summer mortality of Cockles on some Lancashire and Cheshire Dee Beds in 1933. Nature v. 132.

1933b. — , J. H.: Observations on *Arenicola marina*. Nature v. 132.

1929. Percival, E.: A Report on the Fauna of the Estuaries of the River Tamar and the River Lynher. Journ. Marine Biol. Ass. N. S. v. 16.

1893. Petersen, C. G. J.: Det videnskabelige Udbytte af Kanonbaaden Hauchs Togter etc. v. 5, København.

1911. — & Boysen Jensen, P.: Valuation of the Sea I. Animal Life of the Sea-Bottom, its food and quantity. Rep. Danish Biol. Stat. v. 20.

1913. — , C. G. J.: Valuation of the Sea II. The animal communities of the sea bottom and their importance for marine zoogeography. Rep. Danish Biol. Stat. v. 21.

1932. Pierrie, M. J., Bruce, J. R. & Moore, H. B.: A Quantitative Study of the Fauna of the Sandy Beach at Port Erin. Journ. Mar. Biol. Ass. N. S., v. 18.

1933. Pirlot, J. M.: La Ponte de l'*Arenicola marina* Linné a la Cote Belge. Bull. d. Mussée roy. d'Hist. nat. de Belgique. v. 9. No. 49.

1932. Prenant, M.: Études de Bionomie Intercotidale. La Baie et la Pointe de Quiberon. Trav. de la Stat. Biol. de Roscoff fasc. 10.

1933. Raffy, A.: Recherches sur le Métabolisme respiratoire des Poikilothermes aquatiques. Ann. L'Inst. Océanogr. N. S. v. 13, fasc. 7.

1933b. — , A.: Bibliographie relative à la mesure du Métabolisme respiratoire des Poikilothermes aquatiques. Bull. L'Inst. Océanogr. No. 623.

1922. Redeke, H. C., u. a.: Flora en Fauna der Zuiderzee. Den Helder.

1930. Reid, D. M.: Salinity Interchange Between Sea-Water And Overflowing Fresh-Water At Low Tide. Journ. Marine Biol. Ass. N. S., v. 16.

1932. — , D. M.: Salinity Interchange Between Salt Water In Sand And Overflowing Fresh Water At Low Tide. II. Journ. Marine Biol. Ass. N. S., v. 18.

1933. Remane, A.: Verteilung und Organisation der benthonischen Mikrofauna der Kieler Bucht. Wiss. Meeresunters. N. F. Abt. Kiel. v. 21, 2.

1922. Richter, R.: Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie. III—VI. Senckenbergiana v. 4.

1924. — , R.: Flachseebeobachtungen zur Paläontologie und Geologie. VII—XI. Senckenbergiana v. 6.

1929. — , R.: Gründung und Aufgaben der Forschungsstelle für Meeresgeologie Senckenberg in Wilhelmshaven. Natur u. Museum. v. 59.

1931. Schlieper, C.: Ueber das Eindringen mariner Tiere in das Süsswasser. Biol. Zentralbl. Leipzig v. 51.

1856. Schulze, M.: Ueber die Entwicklung von *Arenicola piscatorium*. Abh. d. Naturf. Ges. Halle. v. 3.

1932. Schwartz, A.: Der Lichteinfluss auf die Fortbewegung, die Einregelung und das Wachstum bei einigen niederen Tieren. (*Littorina, Cardium, Mytilus, Balanus, Teredo, Sabellaria.*) Senckenbergiana, v. 14.

1927. Segerstråle, S. G.: Kommt bei *Tellina baltica* eine Wanderung aus der Uferzone vor? Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol. v. 2. Nr. 1—3.

1933. — , S. G.: Studien über die Bodentierwelt in südfinnländischen Küstengewässern. Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol., v. 4.

1919. Spärck, R.: Nogle bemærkninger angående yngleforhold hos *Mytilus edulis* L. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren., v. 71.

1921. Spärck, R., & Lieberkind, I.: Om Udbredelsen og Individantallet af Bunddyrene i Løgstør Bredning. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. v. 72.
1926. — , R.: On the Food Problem in Relation to Marine Zoogeography. Physiological Papers dedicated to Professor August Krogh.
1935. — , R.: On the Importance of Quantitative Investigations of the Bottom Fauna in Marine Biology. Journ. du Conseil. v. 10 No. 1.
1912. Stafford, J.: On the recognition of bivalve larvae in Plankton collection. Contr. Canad. Biol.
1928. Stephen, A. C.: Notes on the Quantitative Distribution of Molluscs and Polychaetes in Certain Intertidal Areas on the Scottish Coast. Proc. Roy. Phys. Soc., v. 21.
1929. — , A. C.: Studies on the Scottish marine Fauna: The Fauna of the Sandy and Muddy Areas of the Tidal Zone. Trans. Roy. Soc. Edinb., v. 56. Part II.
1930. , A. C.: Studies on the Scottish Marine Fauna. Additional Observations on the Fauna of the sandy and muddy Areas of the Tidal Zone. Trans. Roy. Soc. Edinb. v. 56.
1931. — , A. C.: Notes on the Biology of certain Lamellibranchs on the Scottish Coast. Journ. Marine Biol. Ass. N. S. v. 17.
1932. — , A. C.: Notes on the Biology of some Lamellibranchs in the Clyde Area. Journ. Marine Biol. Ass. N. S. v. 18.
1933. — , A. C.: Studies on the Scottish Marine Fauna: The Natural Faunistic Divisions of the North Sea as shown by Quantitative Distribution of the Molluscs. Trans. Roy. Soc. Edinb., v. 57. Part. III.
1934. — , A. C.: Studies on the Scottish Marine Fauna: Quantitative Distribution of the Echinoderms and the Natural Faunistic Divisions of the North Sea. Trans. Roy. Soc. Edinb., v. 57. Part. III.
1935. — , A. C.: Notes on the intertidal Fauna of North Uist. The Scottish Naturalist.
1920. Söderström, A.: Studien über die Polychätenfamilie *Spionidæ*. Inaugural Dissertation.
1935. Thamdrup, E.: Untersuchungen über die Grundwasserverhältnisse auf Skalling. Mitt. aus dem Skalling-Laborat. Geogr. Tidsskr. v. 38.
1935. Thamdrup, H. M.: Die marinbiologischen Untersuchungen des Skallinglaboratoriums in der Ho Bucht. Mitt. aus dem Skalling-Laborat. Rapports et Proces verbaux, v. 94, 3. Del.
1917. Treadwell, F. P.: Kurzes Lehrbuch der analytischen Chemie. v. II. Quantitative Analyse.
1930. Trusheim, F.: Sternförmige Fährten von *Corophium*. Senckenbergiana, v. 12.
1904. Wesenberg-Lund, C.: Untersuchungen, veröffentlicht in Eug. Warming: Bidrag til Vadernes, Sandenes og Marskens Naturhistorie. Kgl. Danske Vid. Selsk. Skrifter, 7. Rk. Naturvidensk. og Mat. Afd. II, 1.
1929. Wilton, M., H. & H., I.: Conditions affecting the growth of the soft shell clam, *Mya arenaria* L. Contr. Canad. Biol. N. S., v. 4.
1931. Wohlenberg, E.: Die Grüne Insel in der Eidermündung. Eine entwicklungs-physiologische Untersuchung. Aus dem Archiv der Deutschen Seewarte. v. 50. Nr. 2.
1923. Yonge, C. M.: Studies on the Comparative Physiology of Digestion. I. The Mechanism of Feeding, Digestion, and Assimilation in the Lamellibranch *Mya*. British Journ. of Exper. Biol. v. 1.
1926. — C. M.: Structure and Physiology of the Organs of Feeding and Digestion in *Ostrea edulis*. Journ. Mar. Biol. Ass. N. S., v. 14.

DANSK RESUMÉ.

Fra Skallinglaboratoriet har Forfatteren siden 1931 foretaget Undersøgelser over Vadefaunaens Økologi. Det foreliggende Arbejde skulde tjene til at belyse Arternes kvalitative og kvantitative Fordeling paa Tværsnit af Vaden med specielt Henblik paa deres Forhold til forskellige, ydre Faktorer og i Forbindelse med Studier over Dyrenes almindelige Biologi. Disse Spørgsmaal er, saa vidt det har ladet sig gøre, søgt gennemført paa experimentelt Grundlag.

Studierne er dels foretaget paa nogle typiske Lokaliteter langs Østkysten af Halvøen Skallingen S. O. for Blaavandshuk, dels i andre Dele af det nordeuropæiske Vadehav. En Række fysiologiske Forsøg er foretaget paa Zoofysiologisk Laboratorium, København.

Fysisk-kemiske Faktorer.

Ved tidligere Undersøgelser over marine Faunaomraaders Økologi har Manglen paa indgaaende Oplysninger vedrørende de fysisk-kemiske Faktorer og deres Indflydelse paa Dyrelivet i høj Grad gjort sig gældende. Paa Skallingen er derfor analyseret ca. 10 forskellige Faktorer, hvis Betydning for Faunaen er søgt udredet ved Sammenligninger mellem de undersøgte Provelinier. Af væsentligst Betydning for Vadefaunaen har følgende af de undersøgte Faktorer vist sig at være: Vanddækningstid, Grundvandstand i Vadebunden ved Ebbe, Bundart, Temperaturforhold og Næringstilførsel. Strøm og Bølgeforhold er ikke analyseret.

Almindelige biologiske Forhold.

Den undersøgte Vadefauna er yderst fattig paa makroskopiske Arter; der er undersøgt 15—25 Former, af hvilke de fleste hører til de mest typiske indenfor *Macoma*-Samfundet.

Af Arternes almindelige Biologi fremdrages visse Afsnit, der kan være af særlig Interesse for de her behandlede Spørgsmaal. Ynglebiologien gennemgaas saaledes med Henblik paa Faunaens Spredningsmuligheder gennem Yngelstadierne; selvom største Delen af Vadefaunaen har pelagiske Udviklingstrin, maa der dog fremhæves visse Former med mere økonomisk Sikring af Arternes Bestaaen i et givet Omraade. Ved fremtidige Undersøgelser af de foreliggende Problemer vil det være af stor Værdi at lægge særlig Vægt paa Studier af Ynglens og de første Bundstadiers økologiske Forhold.

Endvidere omtales Arternes forskellige Former for Rørbygning m. m.; det paapeges dernæst, at Faunaens Bevægelsesevner hos de voksne kun undtagelsesvis har Betydning for Fordelingen paa Vaden. — Med Hensyn til Ernæringstyper lader Vadefaunaen sig gruppere efter de Vandmængder i eller over Vaden, der er nødvendige ved normal Næringsoptagelse;

en saadan Inddeling synes at kunne yde et værdifuldt Bidrag til Forstaaelsen af visse Udbredelsesforhold m. m., men videre Studier over selve Ernæringsspørgsmaalet er stærkt paakrævet og vil være af vidtrækkende økologisk Betydning.

Fysiologi.

Undersøgelser over marine Formers Fysiologi er kun faatallige; dette gælder ogsaa med Hensyn til Respirationsforholdene i Tidevandszonen. I nærværende Arbejde er derfor med Henblik paa Spørgsmaalets fundamentale Betydning gennemført orienterende fysiologiske Forsøg over flere Arters Iltoptagelse under de forskellige Betingelser, der kan forekomme paa Vaden: I iltfattigt Vand (svarende til Vadegrundvandet), i atmosfærisk Luft og i frisk Havvand. Forsøgsresultaterne viser Tilpasningsforhold, der maa anses for at være af væsentlig Betydning for Dyrenes Udbredelse paa Vaden.

Kvantitative Undersøgelser over Faunaens Fordelingsforhold m. m.

Kvantitative Undersøgelser over Vadefaunaen er hidtil kun gennemført for Individantallets Vedkommende; nærværende Undersøgelse omfatter tillige Bestemmelser af Raavægtene (bl. a. af Hensyn til videre Studier over Produktions- og Omsætningsforhold m. m.). Gennem saadanne Boniteringer vil det fremgaa, at Vaderne i Forhold til de fleste andre Havområder frembyder en Rigdom, der i Forbindelse med en tilsvarende kraftig Produktion er overordentlig bemærkelsesværdig, et Forhold, der gør Omraadet særligt værdifuldt som Undersøgelsesobjekt.

De iagttagne Svingninger i de enkelte Arters Udbredelse og Mængdeforhold indenfor de undersøgte Vadestrækninger maa siges at have været forbavsende smaa, specielt naar man tager de ret ustabile Forhold i Tidevandszonen i Betragtning. Væsentlige Endringer i den undersøgte Vadefaunas Sammensætning vil efter de foreliggende Oplysninger kun ske indenfor kortere Tid, saafremt alvorlige Katastrofer griber ind (haarde Isvintre el. l.).

Faunistisk set falder Udbredelsen af Skallingvadernes Dyrearter i to Zoner (svarende bl. a. til de af Wesenberg-Lund, 1904, og Mortensen, 1922, angivne): en øvre *Hydrobia-Pygospio-Corophium*-Zone og en oftest nedre *Arenicola-Cardium-Macoma*-Zone.

Økologisk set bibeholdes den første i nærværende Arbejde som et Bælte, hvis Arter med Hensyn til Ernæringsform, Respirationsforhold, Rørbygning m. m. er tilpasset til de højestliggende Dele af Vaden, hvor Bunden udtørres under Ebben, medens den anden Zone, hvis Former er fælles om Kravet til større Fugtighed end Gruppe I, maa siges at rumme to Elementer: dels »Depositfeeders« (Hunt, 1925) (*Arenicola*, *Macoma* o. a.), der under Tilstedeværelse af en vis Fugtighed, optager den paa Bunden aflejrede Næring og saa at sige uafhængigt af Vanddækningstiden kan trives overalt, hvor blot Grundvandstanden under Ebben er tilstrækkelig høj (saa der dannes Pytter paa Vadeoverfladen i længere Tid), dels »Suspensionsfeeders« (Hunt, 1925) (*Cardium*, *Mya*, *Mytilus* o. a.), der optager Næringspartikler fra de frie Vandmasser og derfor kræver en vis Vanddækningstid, hvorfor de fortrinsvis findes i de lavereliggende, længere vanddækkede Dele af Vaden. De to sidste Grupper kan ifølge Sagens Natur være vel adskilte paa visse Lokaliteter, medens de paa andre griber mere eller mindre ind over hinanden.

Repræsentationen af de enkelte Aldersgrupper af *Cardium* og *Macoma* samt deres Vækstforhold paa forskellige Niveauer af Vaden er bearbejdet for at vise de to vigtige Typers forskellige Reaktioner saavel overfor normale som extraordinære Levevilkaar.

Diskussion vedrørende Forholdet mellem Fauna og ydre Faktorer.

Idet Resultaterne af de oven anforte Undersøgelser sammenholdes, forsøges en nærmere Diskussion af de Betingelser, der er afgorende for Faunaens Fordeling. Det fremgaar heraf, at man ikke for Faunaen som Helhed, saaledes som det har været forsøgt paa dybere Vand, gennem en enkelt ydre Faktor eller en enkelt Side af Dyrenes Biologi kan give en samlet Forklaring paa Udbredelsesforholdene. Kun gennem omfattende Analyser paa experimentelt Grundlag vedrørende de enkelte Arters Økologi i alle Alderstrin, vil det være muligt at samle et Billede af de Forhold, der betinger Lovmæssigheden i Dyrenes Udbredelse. Ogsaa for Forstaaelsen af de paa dybere Vand forekommende Dyresamfund m. m. vil Undersogelser af tilsvarende Karakter være af væsentlig Betydning.

Omsætningsforhold m. m.

Til yderligere Belysning af de forskellige Vadezoner gives i et sidste Kapitel en Oversigt over Faunaens samlede Iltforbrug inden for Tværsnit af Vaden, som Udtryk for den tilsvarende Energiomsætning og Kravet til Næring. Det paavises paa dette Grundlag, at kvantitative Bestemmelser af saavel Individantal som Raavægte giver helt upaalidelige Oplysninger om dette Spørgsmaal. I Forbindelse med en nærmere Analyse af Dyrenes Ernæring vil Bestemmelser af Dyrenes Iltforbrug derimod kunne faa væsentlig Betydning med Henblik paa Sammenligninger mellem Bundfaunaens Energiomsætning og Næringskrav i forskellige Havomraader.

Vadens totale Energiomsætning maa i Sammenligning med rige Lokaliteter paa Landjorden (Skovbund, Bornebusch, 1930) betegnes som meget betydelig.

Fremtidige Undersøgelser.

I Fortsættelse af de her foretagne Undersøgelser, der berører et centralt Led i Ho Bugts Økologi, vil det i Tilknytning til de ovenfor nævnte Problemer være naturligt dels gennem Studier af Plankton og andre Næringsemner, og dels gennem Undersøgelser af de Fisk, der ernærer sig af Bundfaunaen, i Hovedtrækkene at lade fremtidige Undersøgelser over Ho Bugts Økologi følge Linien Plankton-Bundfauna-Fiskebestand, en Linie der ikke mindst gennem den i Bugten forekommende store Bestand af unge Nordsørødspætter faar en særlig Rækkevidde og Interesse.

Abb. 100. Luftaufnahme vom mittleren Teil von Skalling, von Osten aus gesehen (Hochwasser). Im Hintergrunde erblickt man die Nordsee und die Sandebene an der Westküste; in der Mitte mehrere grosse Rinnen (Havrendinger), und im Vordergrunde die Marsch mit zahlreichen Prielen; nach Osten das wasserbedeckte Watt. Die Buhne ist links zu sehen; die gestrichene Linie links bezeichnet die Buhnen-Linie, die entsprechende Linie rechts gibt die Lage der Fernsprechhaus-Linie an. Aufnahme von Hærens Flyverkorps.

Abb. 101. Der Nullpunkt der Buhnen-Linie auf einer kleinen Marschinsel in der Mündung eines Priels, von Westen aus gesehen; beginnender Ebbe.

Abb. 102. Die Buhnen-Linie, westwärts von 100 m v. 0′ aus gesehen; Anfang der Trockenlage. Bemerke das spärliche und zerstreute Vorkommen der Arenicolahäufchen.

Abb. 103. Die Buhnen-Linie, ostwärts von 150 m v. 0′ aus gesehen. Unebene Oberfläche mit zahlreichen Kothäufchen von *Arenicola*. Niedrigwasser.

Abb. 104. Die Buhnen-Linie zwischen 300—500 m v. 0′, von Nordwesten aus gesehen. Bemerke die zahlreichen Littorinen. Im Hintergrunde die Muschelbänke.

Abb. 105. Mytilusbänke ein wenig südlich der Buhnen-Linie 475 m v. 0′; die dunklen Säume längs der Bänke sind *Fucus*. Niedrigwasser.

Abb. 106. Mytilusbänke östlich von Abb. 105, bei steigendem Wasser gesehen.

Abb. 107. Die Fernsprechhaus-Linie, ostwärts von 300 m v. 0′ aus gesehen. Im Vordergrunde ein Markierungspfahl und eine bei den Messungen des Grundwassers verwendete Röhre. Bemerke die niedrigen, in nord-südlicher Richtung laufenden Sandbänke und die gleichmässige Verbreitung der Arenicolahäufchen.

Abb. 108. Die Lager-Linie dicht an der Marschkante, bei steigendem Wasser gesehen. Auf den niedrigen Sandbänken sind Sandwurmhäufchen selten, in den Niederungen dagegen sehr häufig.

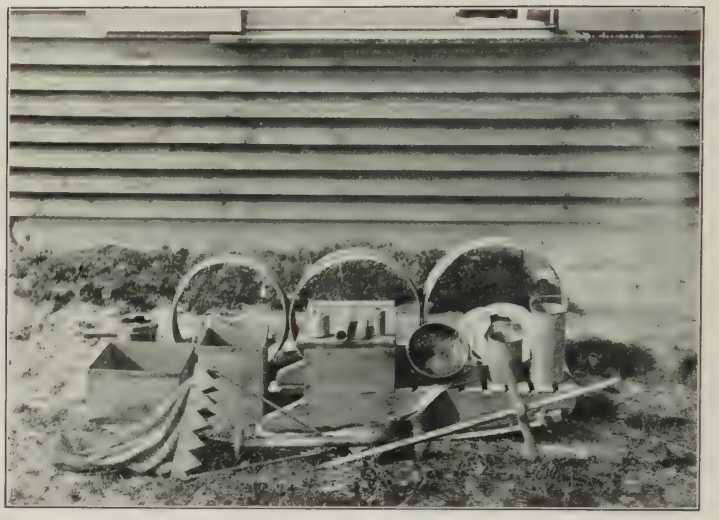


Abb. 109. Einsammlungsgerät u. ä. Hinten Wasserteleskop und Siebe; links des Schlittens grosse Stecher ($^1/_{10}$—$^1/_{20}$ m²); auf dem Sitze eine Blumenspritze und $^1/_{1000}$ m² Stecher; rechts ein kleines Sieb, Planktonnetz und $^1/_{100}$ m² Stecher. Im Vordergrunde Schleppnetz, Spaten und Stecher für Bodenproben.

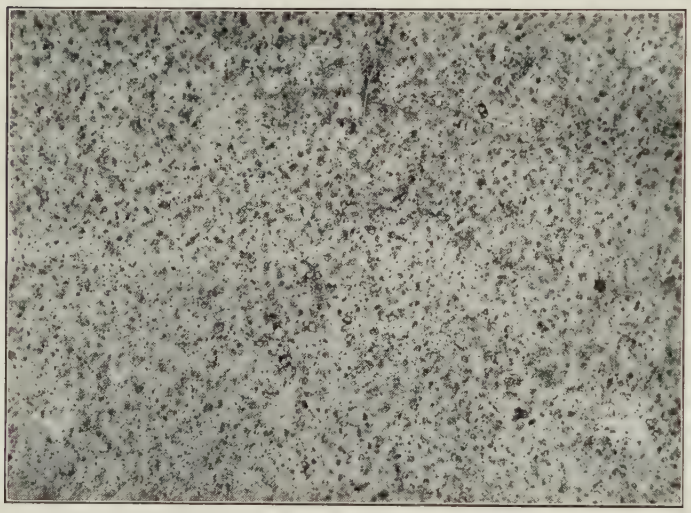


Abb. 110. Wattenboden mit zahlreichen unregelmässigen Löchern nach eingegrabenen Hydrobien (Lager-Linie an der Marschkante, Nahaufnahme).

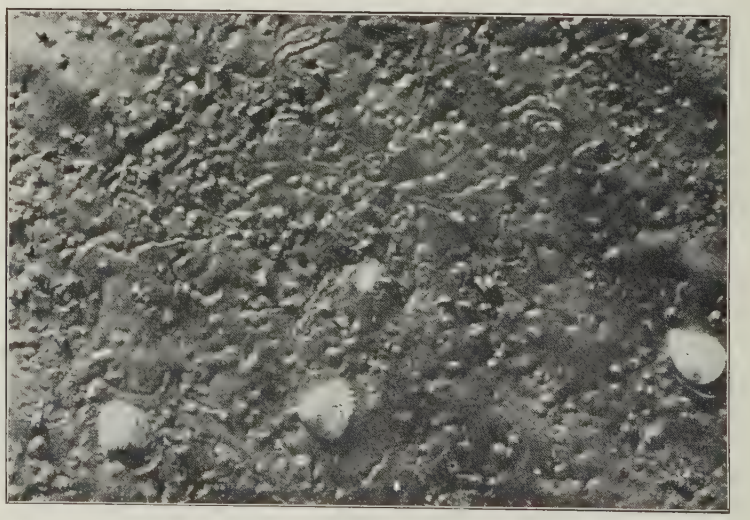


Abb. 111. Hydrobien, die sich bei Ebbe in den Boden eingraben; man sieht nur die Kriechspuren und die halb eingegrabenen Tiere (Buhnen-Linie, 20 m v. 0′, Nahaufnahme).

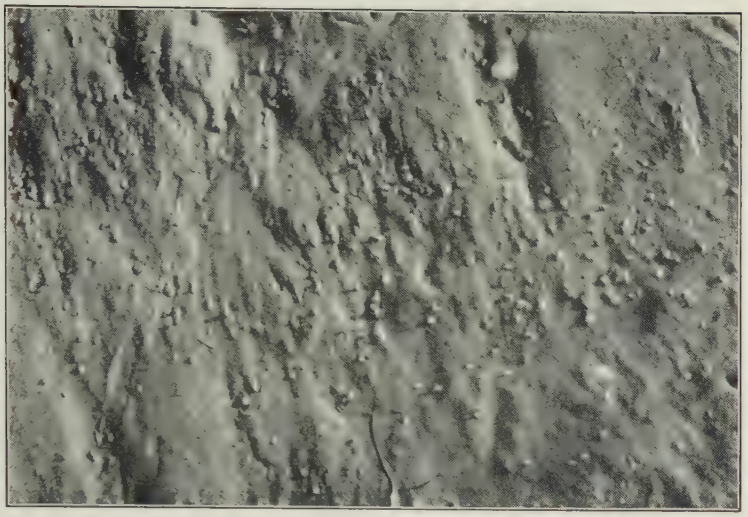


Abb. 112. Spitzen von Pygospioröhren, die aus der Wattoberfläche herausragen (Nahaufnahme, Buhnen-Linie).

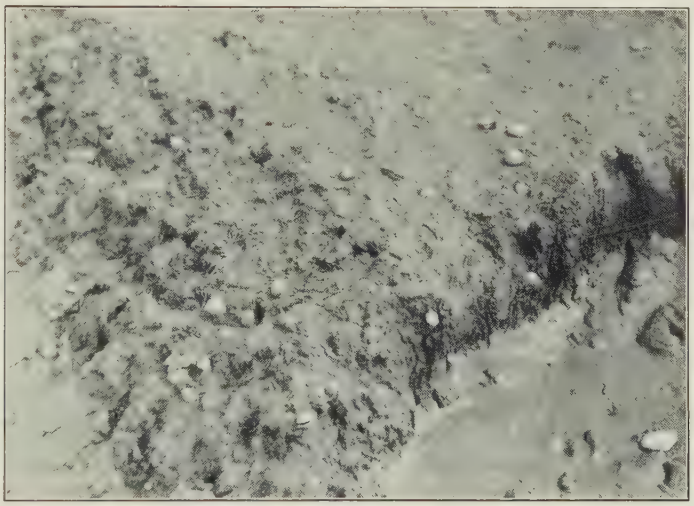


Abb. 113. Der Rand eines Priels, wo eine Menge Pygospioröhrchen (vorne in der Mitte) aus dem Boden freigespült worden sind (Buhnen-Linie).

Abb. 114. Algendurchsponnener Boden, wo die zahlreichen Corophien keine »Sterne« bilden können; die einfachen Röhrenöffnungen sind leicht zu erkennen. (Südlich der Buhnen-Linie).

Abb. 115. Aus dem Boden herausgenommener, 12—15 cm breiter Sandblock; man sieht grössere und kleinere U-förmige Röhren von *Corophium*. (Südlich der Buhnen-Linie.)

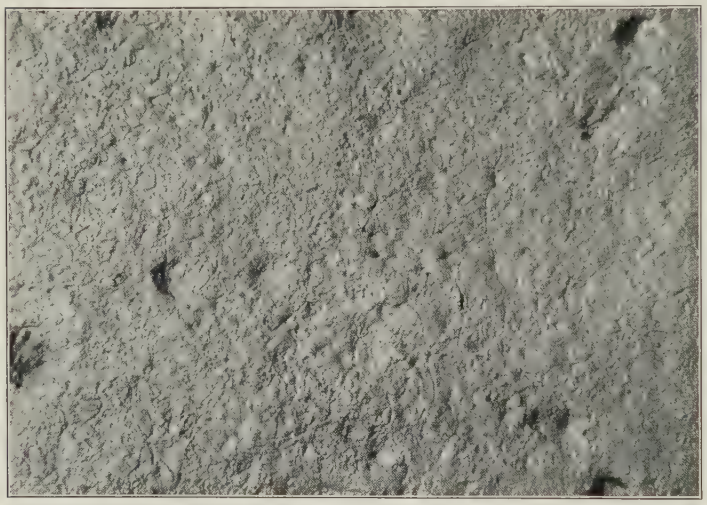


Abb. 116. Kriechspuren von *Corophium* im feuchtglänzenden schlickgemischten Watt. (Südlich der Buhnen-Linie.)

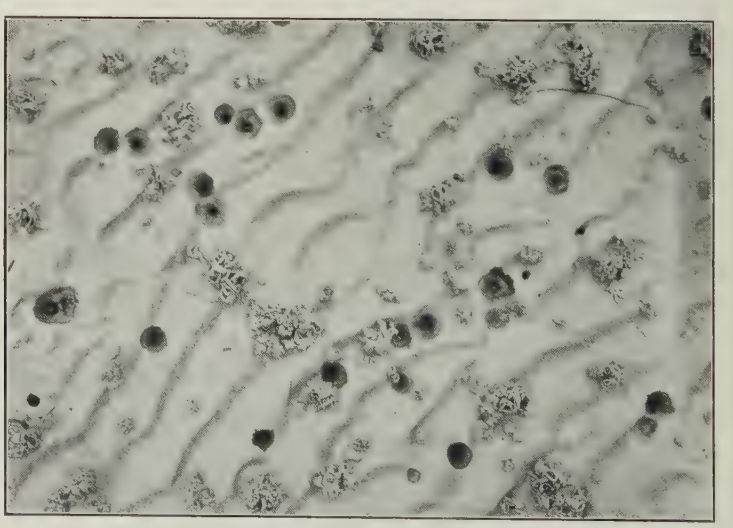


Abb. 117. Sandwatt nördlich von Langli mit Kothaufen und Trichtern von sowohl erwachsenen wie jungen Exemplaren von *Arenicola*. Beispiel von einem ziemlich unruhigen, von Strom und Wellenschlag beeinflussten Wattentyp.

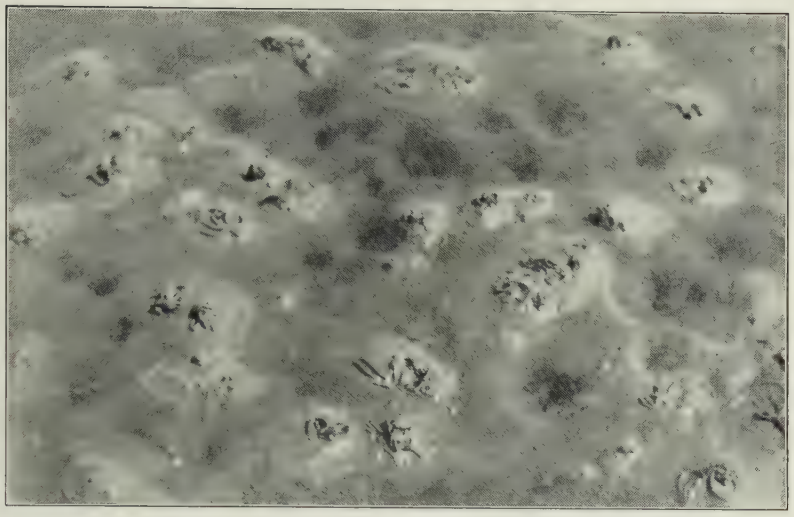


Abb. 118. Die Wattoberfläche ca. 200 m v. 0′ der Buhnen-Linie. Beispiel von einem geschützten und ruhigen Sandwatt, wo Kothaufen und Trichter von *Arenicola* längere Zeit hindurch bleiben; rings um zwischen den Haufen stehen Tümpel, weshalb der Boden auf dem Bild etwas verschwommen erscheint.

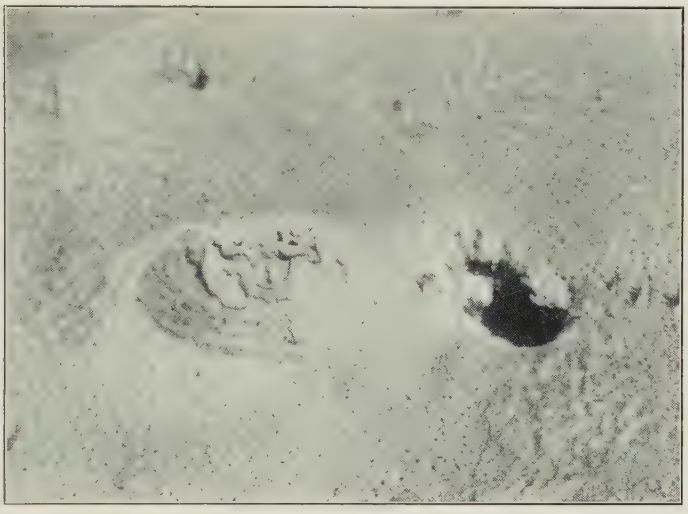


Abb. 119. Ein einzelnes, sehr altes Sandwurmhügelchen mit zugehörigem Trichter in einem der Priele der Aussenmarsch. (Unterer Durchmesser des Hügels ca. 20 cm.)

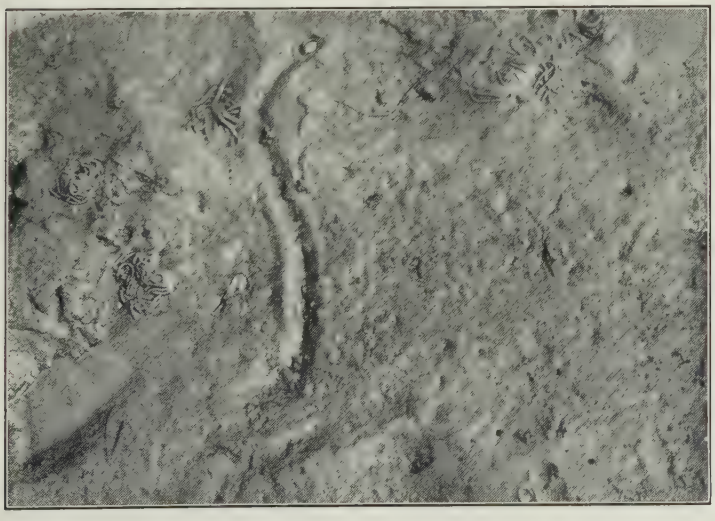


Abb. 120. Rinnenförmige Kriechspuren von *Cardium*; das Tier ist oben ersichtlich (Buhnen-Linie ca. 350 m v. 0′).

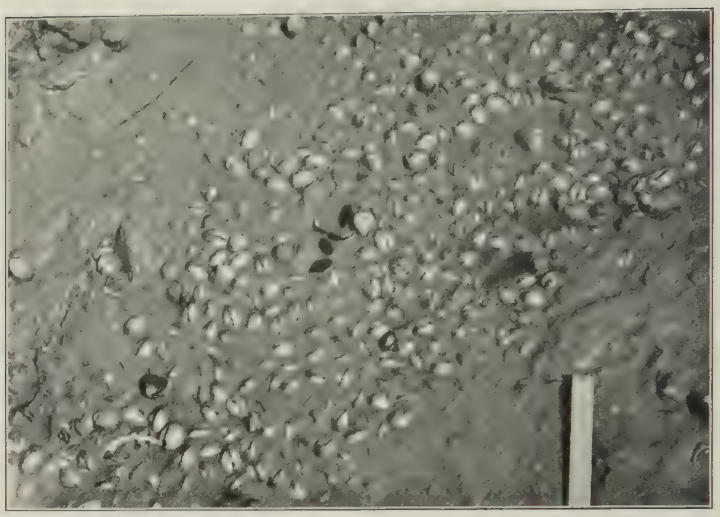


Abb. 121. Ein Teil der Wattoberfläche auf der Buhnen-Linie 500 m v. 0′; die obersten Bodenschichten sind fortgespült, sodass die lebenden Cardien in natürlicher Lage entblösst liegen. Die Anzahl ist hier 1500—2000 per m².

Abb. 122. Sternförmige, vom Ventralsipho *Scrobicularia's* gebildete Fährte, Durchmesser ca. 8 cm: Buhnen-Linie 350 m v. 0′.

Abb. 123. Nahaufnahme von Mytilusbänken mit *Fucus*; 475 m v. 0′ der Buhnen-Linie. Bemerke die zahlreichen Schalen von Cardium.

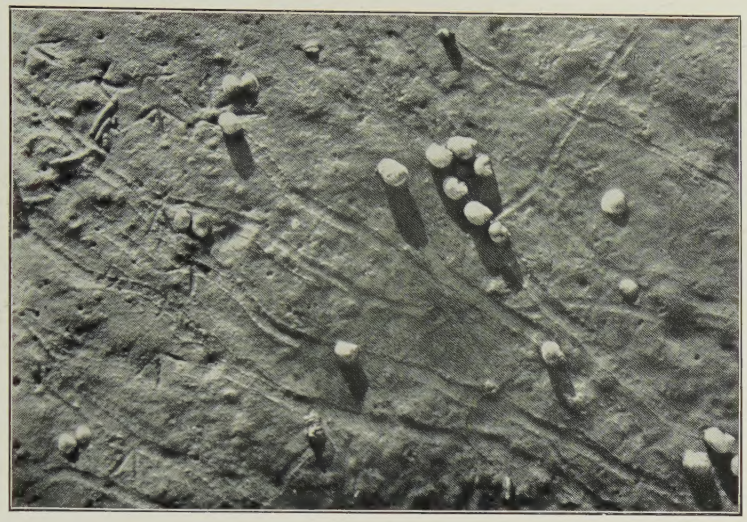


Abb. 124. Littorinen auf Wanderung gegen die Sonne an einem späten Oktobernachmittag 1933; Buhnen-Linie ca. 300 m v. 0′.

Abb. 125. Nahaufnahme von der Wattoberfläche ca. 400 m v. 0′ der Buhnen-Linie. Oben in der Mitte sieht man ein ausgestrecktes Exemplar von *Actinia undata* und ausserdem 2—3 in halb zusammengezogenem Zustande; rechts eine freigemachte *Cardium* mit anhaftender *Actinia*; die Kriechspuren rühren von Littorinen her.

Nr. 6 A. C. Strubberg: Marking Experiments with Plaice and Lemon Soles at the Færoes in 1910—12. 28 Fig. 1918. 64 p. Kr. 2.25.

» 7 Johs. Schmidt: Stations in the Atlantic, etc. 1911—15. With two Charts and introductory remarks. 1919. 27 p. Kr. 1.50.

» 8 A. C. Johansen: On the large spring-spawning Sea Herring (Clupea harengus L.) in the northwest European waters. 14 Fig. 1919. 56 p. Kr. 1.75.

» 9 A. C. Johansen and Kirstine Smith: Investigations as to the effect of the restriction on fishing during the war on the plaice of the eastern North Sea. 10 Fig. 1919. 53 p. Kr. 1.75.

Bind VI.

» 1 P. Jespersen: On the occurrence of the postlarval stages of the Herring and the »Lodde« (Clupea harengus L., and Mallotus villosus O. F. M.) at Iceland and the Færoes. 1920. 10 Fig. 24 p. Kr. 1.25.

» 2 Kirstine Smith: Danish Investigations of Plaice from the North Sea July 1919—July 1920. 1921. 2 Fig. 68 p. Kr. 4.75.

» 3 A. C. Johansen: On the Summer-spawning Herring (Clupea harengus L.) of Iceland. 1921. 4 Fig. 40 p.

» 4 A. C. Johansen: The Atlanto-Scandian Spring Herring spawning at the Faroes 1921. 11 p. Kr. 3.75.

» 5 J. P. Jacobsen and A. C. Johansen: On the Causes of the Fluctuations in the Yield of some of our Fisheries. I. The Salmon and Sea Trout Fisheries. 1921. 11 Fig. 18 Tab. 48 p. Kr. 3.50.

» 6 Johs. Schmidt: Contributions to the Knowledge of the Young of the Sun-Fishes (*Mola* and *Ranzania*). 1921. 1 Pl. 15 Fig. 13 p. Kr. 1.50.

» 7 Erik M. Poulsen: On the Frequency and Distribution of *Crangon vulgaris*, *Carcinus mœnas* and *Portunus holsatus* in the Danish coastal waters. 1922. 4 Fig. 2 Tab. 18 p. Kr 1.65.

» 8 A. C. Johansen: On the Density of the Young Plaice Population in the eastern part of the North Sea and the Skagerak in pre war and in post war years. 1922. 10 Fig. 10 Tab. 31 p. Kr. 2.50.

» 9 J. P. Jacobsen and A. C. Johansen: On the Causes of the Fluctuations in the Yield of some of our Fisheries. II. The Eel Fisheries. 1922. 20 Fig. 6 Tab. 32 p. Kr. 2.75.

Bind VII.

» 1 A. C. Strubberg: Marking Experiments with Cod (Gadus callarias L.) in Danish Waters, 1905—1913. 1922. 17 Fig. 27 Tab. 60 p. Kr. 4.25.

Nr. 2 Kirstine Smith: Investigations of Plaice from the Western Baltic June 1921—August 1922. 1923. 6 Fig. 14 Tab. 48 p. Kr, 3.50.

» 3 Bjarni Sæmundsson: On the Age and Growth of the Cod (Gadus callarius L.) in Icelandic Waters. 1923. 8 Fig. 35 p. Kr. 2.75.

» 4 Kirstine Smith: On the Plaice Population of the Horns Reef Area in the Autumn of 1922. 1923. 14 Fig. 78 p. Kr. 5.50.

» 5 A. C. Johansen: On the Summer- and Autumn-Spawning Herrings of the North Sea. 1924. 15 Fig. 119 p. Kr. 8.00.

» 6 P. L. Kramp: Fish eggs and larvæ collected in the Belt Sea in March 1922. 1924. Kr. 1.75.

» 7 Ad. S. Jensen: On the Fishery of the Greenlanders. 1925. 31 Fig. 1 Chart. 38 p. Kr. 3.00.

» 8 A. C. Johansen: On the Influence of the Currents upon the Frequency of the Mackerel in the Kattegat and adjacent parts of the Skagerak. 1925. 15 Fig. 26 p. Kr. 2.25.

Bind VIII.

» 1 Bjarni Sæmundsson: On the age and growth of the Haddock (Gadus æglefinus L.) and the Whiting (Gadus merlangus L.) in Icelandic waters. 1925. 8 Fig. 33 p. Kr. 2.65.

» 2 A. C. Johansen: On the diurnal vertical Movements of Young of some Fishes in Danish Waters. 1925. 11 Fig. 28 p. Kr. 2.25.

» 3 Martin Knudsen: A Bottom Sampler for hard Bottom. 1927. 2 Fig. 4 p.

» 4 A. C. Johansen: Preliminary Experiments with Knudsen's Bottom Sampler for hard Bottom. 1927. 3 Tab. 6 p. Kr. 1 25.

» 5 Anton Fr. Bruun: Quantitative investigations of the 0-group and I-group of the Plaice, Turbot, Brill and Sole in the Skagerak, Kattegat and Belt Sea. 1927. 6 Fig. 30 p. Kr. 2.50.

» 6 Aage J. C. Jensen: An Investigation of the Stock of Plaice in the Southern Horns Reef Area in the Years 1925 and 1927. 1928. 13 Fig. 44 Tab. 63 p. Kr. 4.50.

» 7 Bjarni Sæmundsson: On the Age and Growth of the Coalfish (Gadus virens L.), the Norway Pout (Gadus Esmarki Nilsson) and the Poutassou (Gadus poutassou Risso) in Icelandic waters. 1929. 7 Fig. 37 p. Kr. 3.65.

» 8 Aage J. C. Jensen: On the Influence of the Size of the Stock of Cod upon the yield of the Herring Fishery in the Kattegat, Belt Sea, and Western part of the Baltic, and some other causes of variations in the Cod and Herring Fisheries. 1929. 3 Fig. 2 Tab. 16 p. Kr. 1.50.

The name »Kommissionen for Havundersøgelser« has from the 1st of September 1926 been changed to: »Kommissionen for Danmarks Fiskeri- og Havundersøgelser«.

MEDDELELSER FRA
KOMMISSIONEN FOR DANMARKS FISKERI- OG HAVUNDERSØGELSER

Serie: Fiskeri.

Bind IX.

Nr. 1 Erik M. Poulsen: Biological Investigations upon the Cod in Danish Waters. 1931. 43 Fig. 29 Tab. 148 p. Kr. 10.00.

» 2 Aage J. C. Jensen: Investigations of the Plaice Stock in the southern Horns Reef Area in the years 1928—30. 1931. 7 Fig. 16 + 15 Tab. 32 p. Kr. 2.50.

» 3 Å. Vedel Tåning: Fluctuations in the Stock of Cod in Icelandic Waters. 1931. 13 Fig. 34 + 4 Tab. 43 p. Kr. 3.15.

Nr. 4 Erik M. Poulsen: On the spawning places of the herring in certain parts of the North Sea, the Skagerak, and the Kattegat in the autumn of 1930 and some earlier years. 1932. 10 Fig. 2 Tab. 17 p. Kr. 1.65.

» 5 Aage J. C. Jensen: Periodic Fluctuations in the Size of Various Stocks of Fish and their Causes. 1933. 21 Fig. 28 Tab. 70 p. Kr. 5.00.

Nr. 6 Anton Fr. Bruun and Børge Heiberg: The "Red Disease" of the Eel in Danish Waters. 1932. 1 Fig. 1 Tab. 20 p. Kr. 1.65.

» 7 A. C. Strubberg: Marking Experiments with Cod at the Faroes. II. Second Report. Experiments in 1923—1927. 1933. 13 Fig. 18 Tab. 36 p. Kr. 3.00.

Bind X.

Nr. 1 Paul M. Hansen, Ad. S. Jensen & Å. Vedel Tåning: Cod Marking Experiments in the Waters of Greenland 1924—1933. 1935. 41 Fig. 74 Tab. 119 p. Kr.6.40.

As and from Bind X the size of the publication has been altered.

Serie: Plankton
„ : Hydrografi } see cover of these publications.

SKRIFTER UDGIVNE AF KOMMISSIONEN

Nr. 1 Johs. Schmidt: Fiskeriundersøgelser ved Island og Færøerne i Sommeren 1903. 10 Tavler. 1904. VI + 148 S. Kr. 5.00. Udsolgt.

» 2 Martin Knudsen: Havets Naturlære. Hydrografi. Med særligt Hensyn til de danske Farvande. 10 Figurer, 4 Tavler. 1905. 41 S. Kr. 1.75. Udsolgt.

» 3 Johan Hjort og C. G. Joh. Petersen: Kort Oversigt over de internationale Fiskeriundersøgelsers Resultater med særligt Henblik paa norske og danske Forhold. 10 Tavler. 1905. 54 S. Kr. 3.50.

» 4 Martin Knudsen, C. G. Joh. Petersen, C. F. Drechsel, C. H. Ostenfeld: De internationale Havundersøgelser 1902—07. 1908. 28 S. Kr. 0.75.

» 5 Bjarni Sæmundsson: Oversigt over Islands Fiske med Oplysning om deres Forekomst, vigtigste biologiske Forhold og økonomiske Betydning. 1 Kort. 1909. 140 S. Kr. 2.25.

Nr. 6 Andreas Otterstrøm: Sildens Afhængighed af forskellige hydrografiske og meteorologiske Forhold i Store Bælt. 2 Textfigurer. 1910. 52 S. Kr. 1.00.

» 7 A. C. Johansen: Om Rødspætten og Rødspættefiskeriet i Beltfarvandet med nogle Bemærkninger om de øvrige Flynderarter og Flynderfiskerier i samme Farvand. 23 Tavler, 14 Textfigurer. 1912. 158 Sider. Kr. 3.00.

» 8 Johs. Schmidt: Danske Undersøgelser i Atlanterhavet og Middelhavet over Ferskvandsaalens Biologi. 3 Tavler, 5 Textfigurer. 1912. 33 Sider. Kr. 1.50.

» 9 A. C. Johansen og J. Chr. Løfting: Om Fiskebestanden og Fiskeriet i Gudenaaens nedre Løb og Randers Fjord. — With an English Resumé. 4 Tavler. 42 Textfigurer. 1919. 169 Sider. Kr. 3.75.

» 10 Erik M. Poulsen: Om Hummeren og Hummerfiskeriet i de danske Farvande. 6 Textfigurer. 1927. 42 Sider. Kr. 1.00.

Notice:

It is requested that notice of any error in address or other communications concerning mailing etc. of this publication is sent to: Marinbiologisk Laboratorium, Vestre Boulevard 42, Copenhagen.

A complete list of the subjects included in the finished volumes will be furnished on application.